Über den Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität von Blattzellen für Salze

---

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der philosophischen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn

von

Herbert Zycha

aus Kgl. Weinberge

Mit 3 Textfiguren

Promoviert am 1928.

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1928

Über den Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität von Blattzellen für Salze

---

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der philosophischen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn

von

Herbert Zycha
aus Kgl. Weinberge

Mit 3 Textfiguren

Promoviert am 1928.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1928

Berichterstatter:
Professor Dr. H. Fitting

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderabdruck aus Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik. Bd. 68. Heft 4.
Gebrüder Borntraeger, Leipzig

Einleitung.

Unter dem Eindruck sehr viel beachteter Untersuchungen von Lepeschkin (1909) und vor allem von Tröndle (1910) hat sich in der Pflanzenphysiologie die Auffassung Bahn gebrochen, daß die Permeabilität des Protoplasmas der lebenden Pflanzenzellen für Salze allgemein durch Belichtung oder Verdunkelung sehr stark beeinflußt und zwar durch Licht in der Regel erhöht wird[1]). Namentlich nach den eingehenden Forschungen Tröndles, der in den Beziehungen zwischen Licht und Permeabilität gleiche Gesetzmäßigkeiten wie bei vielen Reizerscheinungen erkannt zu haben meinte, zweifelte man nicht mehr daran, daß hier sehr merkwürdige neue und hochbedeutsame Reizerscheinungen vorliegen. Daher ist man in der Reizphysiologie der Pflanzen seitdem vielfach geneigt, Permeabilitätsänderungen der Zellen unter dem Einfluß von Licht oder auch anderen Reizanlässen für den Ablauf der Reizprozesse mit verantwortlich zu machen. Darüber hinaus sind die genannten Arbeiten aber natürlich auch für die Stoffwechselphysiologie sehr wichtig; müßten doch z. B. Permeabilitätsänderungen durch Licht den Stoffaustausch zwischen den lebenden Zellen ganz wesentlich beeinflussen.

1) Lepeschkin fand eine deutliche Permeabilitätszunahme bei Belichtung verdunkelter Pflanzenteile (Blattgelenke von *Phaseolus* und *Mimosa*, unterseitige Epidermis von *Rhoeo discolor*, *Spirogyra*), während eine Verdunkelung vorher belichteter Objekte eine Abnahme bewirkte. Tröndle kommt (hauptsächlich an Buxusblättern festgestellt) grundsätzlich zu demselben Ergebnis; jedoch findet er eine bedeutende Abhängigkeit der Reaktion von Belichtungsdauer und Intensität.

Bei der sonach vielseitigen großen Bedeutung der Befunde Lepeschkins und Tröndles ist es eigentlich seltsam, daß man ihre Ergebnisse trotz der kritischen Bedenken mehrerer Forscher [Brooks (1917); Fitting (1915, 1917, 1920); Stiles (1924)] bisher niemals eingehend nachgeprüft hat. Diese Unterlassung mag verschiedene Gründe haben. Teils sind solche Versuche mit der von beiden Forschern verwendeten plasmolytischen Methode mühsam, teils schienen von anderen Seiten zustimmende Angaben zum mindesten die Grundtatsache einer Permeabilitätsabhängigkeit vom Lichte hinreichend zu bestätigen, um alle Zweifel an ihrer allgemeinen Verbreitung zu beseitigen.

So schreibt Ruhland (1912, S. 228) in seiner Arbeit über den Kohlehydratstoffwechsel bei *Beta vulgaris*, worin er unter anderem ebenfalls auf plasmolytischem Wege die Permeabilität, vor allem für Zucker, festgestellt hat: „ . . . ich kann jedoch die Angaben Tröndles betr. das Eindringen von NaCl in *Buxus*-Blattzellen durchaus bestätigen, ebenso den erheblichen Einfluß der Beleuchtung auf die Permeabilität dieses Objektes für NaCl“, ohne aber seine entsprechenden Versuche mitzuteilen, so daß ein hinreichendes Urteil hierüber unmöglich ist. Huber (1926, S. 484) lenkt in einer Nachtragsbemerkung zu seiner Arbeit über „Ökologische Probleme der Baumkrone“ die Aufmerksamkeit auf „ . . . höchst auffällige Unterschiede in der Plasmadurchlässigkeit für Glyzerin“ bei Schatten- und Sonnenblättern von *Hedera*. Leider sind die „gleichen osmotischen Werte“ nur mit KNO_3 bestimmt worden, das ja selbst permeiert; auch hat Fitting (1920) gezeigt, daß wir uns auf die mit Glyzerin, ja schon auf die mit KNO_3 bestimmten plasmolytischen Werte nicht immer verlassen können, da sie von noch unbekannten und daher unkontrollierbaren Faktoren beeinflußt werden. Etwas eingehender hat sich Brauner mit der Frage der Permeabilitätsänderungen durch Belichtung befaßt. Er plasmolysierte (1922, S. 538) Längsschnitte durch *Avena*-Koleoptilen in $NaNO_3$ und beobachtete hierbei Unterschiede in der Schnelligkeit des Plasmolyserückganges (und damit der Permeabilität) verdunkelter und belichteter Schnitte. Bald darauf hat Brauner (1924, S. 115) selbst aber diese Methode wieder verworfen, da sie ihm nicht nur aus technischen, sondern auch aus physiologischen Gründen für die phototropischen Untersuchungen, die er anstellen wollte, höchst ungeeignet erschien. Denkt man an den unvermeidlichen langen Aufenthalt im Plasmolytikum und an die Verwundung der Koleoptilen

bei Anfertigung der Schnitte, so scheint die Ablehnung der plasmolytischen Methode hier in der Tat vollkommen berechtigt. Brauner versuchte darauf, durch elektrische Widerstandsmessungen die Permeabilität zu bestimmen. Er fand auf diesem Wege deren Erhöhung (Verringerung des elektrischen Widerstandes) bei Dauerbelichtung, ist sich aber auch bei dieser Methode der großen Mängel bewußt, die seinen Ergebnissen nicht die wünschenswerte Sicherheit geben (1924, S. 115 ff.). Die Ionenaufnahme aus sehr verdünnten Salzlösungen (vor allem Cl' aus KCl) haben Hoagland & Davis (1923, 1926) an *Nitella*-Zellen untersucht. Die Versuche, die sich auf mehrere Tage (4 bis 5) ausdehnten, zeigten bei den am Tageslicht stehenden Pflanzen eine wesentlich größere Ionenaufnahme als bei verdunkelten. Da bei dieser langen Versuchsdauer Stoffwechselvorgänge von wesentlicher Bedeutung sein können, andererseits aber während dieser Zeit täglich nur mehrere Stunden belichtet wurde, erscheint es fraglich, wie weit man hier überhaupt von „Permeabilitätsänderungen" unter dem Einfluß des Lichtes sprechen kann.[1])

Außer den hier erwähnten Arbeiten, die sich mit der Permeabilität für Endosmose von Salzen befassen, liegen noch Angaben vor über den Einfluß des Lichtes auf die Exosmose von Elektrolyten bei zwei Pflanzen. Während Blackman & Paine (1918) eine Erhöhung der Exosmose bei Belichtung abgeschnittener Blattgelenke von *Mimosa pudica* gefunden haben, gibt Dillewijn (1927) verminderte Exosmose kurz nach der Belichtung von *Helianthus*-Hypokotylen an. Da in diesen beiden Fällen nach jedem Versuch sowohl positive als auch negative Ausschläge aufeinanderfolgend auftraten, scheinen diese Untersuchungen, zumal sie sich noch widersprechen, nicht ausführlich genug, um ein klares Bild zu ergeben.

Aus meinen Ausführungen dürfte somit ersichtlich sein, daß zwar bei einigen Pflanzen das Licht vielleicht einen Einfluß auf die Plasmapermeabilität hat, wenn dies auch noch nirgendwo hin-

---

1) Nach Abschluß meiner Untersuchungen erschien eine Arbeit von Hoffmann (1927), worin nach der plasmometrischen Methode Permeabilitätsänderungen kernhaltiger und kernloser Spirogyrenzellen verglichen werden. Leider werden hier die auch von ihm gefundenen Änderungen unter dem Einfluß des Lichtes — im Anschluß an Lepeschkin — als feststehende Tatsache angenommen, so daß der Verfasser auf Einzelheiten und auf die Tragweite methodischer Bedenken, wie er sie z. T. selbst vorbringt (Exosmose!), nicht näher eingeht.

reichend einwandfrei erwiesen worden ist, daß aber von einer befriedigenden Bestätigung der Befunde von Lepeschkin und Tröndle gar keine Rede sein kann. Die Frage ist also unbeantwortet geblieben, ob die von verschiedenen Seiten, wie wir sahen, geäußerten kritischen Bedenken gegen die Arbeiten von Lepeschkin und Tröndle nicht doch berechtigt sind, ob also die Beeinflussung der Plasmapermeabilität durch die Belichtung wirklich als eine allgemeiner verbreitete pflanzenphysiologische Tatsache angesehen werden kann. Um sie beantworten zu können, müssen, wie mir scheint, zwei Forderungen erfüllt werden:

1. Die Versuche Lepeschkins und Tröndles müßten mit der von ihnen verwendeten Methode und zwar womöglich an den gleichen Versuchspflanzen kritisch wiederholt werden.

2. Sollten sich dabei ihre tatsächlichen Befunde bestätigen lassen, so wäre fernerhin und zwar auch unter Berücksichtigung der Bedenken, die schon von anderen Seiten vorgebracht worden sind, eingehend zu untersuchen, wie weit sich daraus eindeutig sichere Schlüsse über Permeabilitätsänderungen im Licht ziehen lassen.

Diese Aufgaben liegen den im folgenden mitgeteilten Untersuchungen zugrunde. Sie wurden mit Unterstützung der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft ausgeführt, wofür ich auch an dieser Stelle meinen ergebenen Dank ausspreche.

Bei diesen Untersuchungen müssen wir uns vorerst noch über die Anwendung des Wortes „Permeabilität“ im klaren sein, das uns in der Literatur vielfach zur Bezeichnung sehr verschiedener Vorgänge begegnet. Hier wollen wir darunter die Durchlässigkeit für Stoffe verstehen, die von außen in das Zellinnere eindringen, also nur die Endosmose.

Abschnitt I.

Allgemeine Methodik.

Lepeschkin (1909) und Tröndle (1910) haben sich bekanntlich für ihre Permeabilitätsbestimmungen der plasmolytischen Methode bedient. Sie haben einerseits für Rohrzucker, andererseits für Salpeter oder Kochsalz diejenigen Konzentrationen ermittelt, die an ihren Versuchsobjekten ein und denselben Plasmolysegrad hervorriefen; daraus haben sie die „osmotischen Koeffizienten“ [1])

1) s. Fitting (1920, S. 2).

berechnet und diese alsdann mit den (physikalischen) isotonischen Koeffizienten verglichen. Die Unterschiede dieser beiden Koeffizienten schreiben sie einer Permeabilität der Plasmamembran für das Salz zu und berechnen dafür sogenannte „Permeabilitätsfaktoren". Somit bedingen Änderungen der osmotischen Koeffizienten — etwa unter dem Einfluß von Belichtung oder Verdunkelung — auch solche der Permeabilitätsfaktoren. Ich habe mich wie die genannten Forscher bemüht, solche Änderungen zu bestimmen. Dabei kann ich zunächst einmal ganz von der Frage absehen, ob und welche Mängel der plasmolytischen Methode anhaften, auch, ob es ohne weiteres statthaft ist, Abweichungen der osmotischen von den (physikalischen) isotonischen Koeffizienten auf Permeabilität zurückzuführen; ich stelle mich vielmehr vorläufig auf den Standpunkt der genannten Forscher, daß derartige Differenzen wirklich nur durch Permeabilität bedingt sind.

Zunächst mußte es mir vor allem darauf ankommen, die Genauigkeit zu ermitteln, womit derartige Bestimmungen ausgeführt werden können; denn wenn wir Schlüsse aus Versuchsergebnissen ziehen wollen, müssen wir unbedingt vorerst deren Fehlergrenzen so genau wie möglich erforschen. In dieser Beziehung vermißt man bei Lepeschkin (1909) alle Angaben und Überlegungen; aber auch Tröndle gibt nur einen kurzen Hinweis (1910, S. 184), aus dem allerdings keineswegs ohne weiteres auf die Zuverlässigkeit der angegebenen Permeabilitätskoeffizienten (=-faktoren) geschlossen werden kann. Beide Forscher nehmen vielmehr von vornherein eine hinreichende Genauigkeit ihrer Methode an und ziehen aus hiermit gewonnenen Zahlen weittragende Schlüsse.

Die osmotischen Koeffizienten werden so bestimmt, daß man die Konzentration derjenigen Zucker- und Salzlösung ermittelt, die einen bestimmten Plasmolysegrad, meist „Grenzplasmolyse" (Grenzkonzentration), hervorruft. Hierzu werden Stücke (z. B. Schnitte) des zu untersuchenden Objektes in eine Reihe von Zucker- und Salzlösungen steigender Konzentration gelegt und nach Ablauf einer gewissen Zeit alsdann die Plasmolysegrade der Zellen mikroskopisch festgestellt.

1. Das Plasmolytikum.

Selbstverständlich habe ich mich zur Erzielung größtmöglicher Genauigkeit der Messungen bemüht, mir alle neueren Erfahrungen,

die man bei vielfacher Anwendung der plasmolytischen Methode gewonnen hat, zunutze zu machen. Als Plasmolytika habe ich Lösungen von Chemikalien größten Reinheitsgrades verwendet, nämlich „Saccharose puriss. Merck“ oder wegen der leichteren Löslichkeit „Saccharose gefällt für kalorimetrische Bestimmungen“ Kahlbaum, ferner Kaliumnitrat und Natriumchlorid „zur Analyse“ Kahlbaum, mit braunem Stempel. Alle Lösungen wurden volumnormal hergestellt, also 1 g Mol im Liter Lösung. Da das gewöhnliche destillierte Wasser Stoffe enthält, die unter Umständen wesentliche Schädigungen hervorrufen können (s. Fitting, 1925), wurde nur solches verwendet, das zum zweiten Mal in einem Destillierapparat nach Fitting (1925, S. 318) aus Glas in Glas destilliert worden war [1]). Alle Geräte wurden vor dem Gebrauch mit Quarzsand gründlich gereinigt und mit heißem, sauberem destilliertem Wasser nochmals gespült. Nach Möglichkeit kam nur „Jenaer Geräteglas Nr. 20“ zur Verwendung.

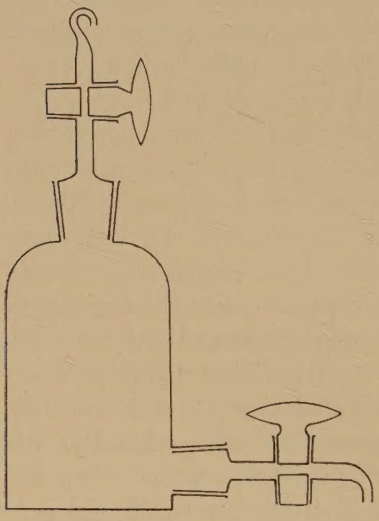

Fig. 1 ($^1/_3$ nat. Gr.).

Da die zum Plasmolysieren verwendeten Lösungen (je ca. 5 cm^3) oft erneuert werden mußten, empfahl sich die Herstellung einer größeren Menge auf Vorrat, nicht zuletzt auch, um immer genau gleiche Konzentrationen zur Verfügung zu haben. Die zum Gebrauch bereits richtig verdünnten Salzlösungen lassen sich in geeigneten Gefäßen, die Verdunstung und Verunreinigungen ausschließen, beliebig lange Zeit aufbewahren. Hierfür erwies sich die in Fig. 1 wiedergegebene „Ablaufflasche“ von 250 cm^3 Inhalt als geeignet, da sie nach Öffnung des (oberen) Lufthahnes eine saubere Entnahme der Lösung mit Hilfe des Ablaufhahnes gestattet. Selbstverständlich wurde vor jeder Entnahme das Auslaufrohr zur Entfernung etwaiger Verunreinigungen oder Salzreste mit etwas

1) Herr Dr. Bode, der für seine Versuche größere Mengen Wasser destillierte, stellte mir das Wasser zur Verfügung, wofür ich ihm auch hier meinen Dank ausspreche.

Lösung durchspült. Da nur eine beschränkte Anzahl derartiger Flaschen zur Verfügung stand, mußten dagegen die seltener benötigten Salzlösungen für jeden Versuch einzeln aus Stammlösungen hergestellt werden; bei den Zuckerlösungen ließ sich dies überhaupt nicht vermeiden, da diese sich nur sehr kurze Zeit halten, ohne von Mikroorganismen verändert zu werden. Zur schnellen und genauen Verdünnung kleiner Mengen der konzentrierten Stammlösung erwiesen sich die üblichen Büretten von 50 cm^3 als zu groß und zu ungenau; auch kann man hierin die Lösungen nicht leicht hinreichend gegen Verdunstung oder Verunreinigungen schützen, wenn man sie auch nur kurze Zeit aufbewahren will. Um diesen Mängeln abzuhelfen, ließ ich mir eine „Mikrobürette“ (Fig. 2) anfertigen, in der die Stammlösung gleichzeitig aufbewahrt und gemessen werden kann. Da sich, namentlich in der Zuckerlösung, nach kurzer Zeit Bakterienschichten an der Gefäßwand festsetzen, wurde dieser Bürette eine solche Form gegeben, daß sie sich leicht mechanisch mit Bürste und Quarzsand reinigen läßt. Eine öftere chemische Reinigung, etwa mit Chromschwefelsäure, wurde vermieden, da die Glaswände Spuren hiervon durch Absorption festhalten könnten, die sich nur durch längere Auslaugung wieder beseitigen lassen und daher die Lösungen verschmutzen würden. Beim Gebrauch meiner Bürette wird die Stammlösung in das Vorratsgefäß *r* (Fig. 2) gefüllt, das alsdann geschlossen wird. Soll etwas Lösung entnommen werden, so wird durch Drehung des Deckels *d'* das darin befindliche Loch auf ein gleiches in der Schliffwand eingestellt, wodurch die Innenluft mit der Außenluft in Verbindung gebracht ist; genau so wird mit *d''* verfahren. Alsdann wird das von oben nach unten in Fünfzigstel cm^3 geteilte Bürettenrohr von 5 cm^3 Inhalt mittels des Hahnes *h* bis zur Marke *0* gefüllt. Durch weitere Drehung des Hahnes wird die Bürette mit dem Ablaufrohr *a* verbunden, das über einen Schliffansatz in eine (abnehmbare) Spitze ausläuft. Die Abnahme der Auslaufspitze ermöglicht eine gründliche Reinigung des Ablaufrohres. Nach Gebrauch der Bürette wird die Lösung durch eine

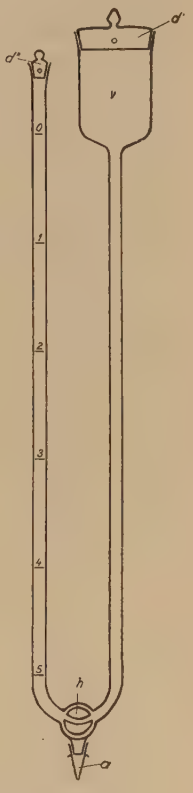

Fig. 2
($^1/_4$ nat. Gr.).

Drehung der Deckel wieder gegen die Außenluft abgesperrt. Da das Vorratsgefäß 50 cm³ Stammlösung faßt und jedesmal nur ca. 3 cm³ davon verbraucht werden, läßt sich ohne weiteres eine ganze Reihe von Lösungen herstellen. Erwähnt sei noch, daß von den Schliffen der Bürette nur der Hahn *h* gefettet wurde und zwar nur ganz schwach mit einer Mischung aus reiner Vaseline und Bienenwachs. Das zur Verdünnung der Stammlösung nötige saubere destillierte Wasser wurde einer 10 cm³ fassenden und in Zwanzigstel cm³ geteilten Bürette mit Hahn entnommen, kleinere Mengen einer 3 cm³ jedesmal auf *0* aufgefüllten Meßpipette mit Hahn und oben angeblasenem Trichter.

Die Konzentrationen aller Stammlösungen betrugen für *Rhoeo* 0,3 Mol, für *Buxus* 1,3 Mol. Die Zuckerstammlösungen ließen sich höchstens 5 Tage aufbewahren.

Zur Plasmolyse wurden die benötigten Lösungen (5 cm³) in Glasschälchen mit übergreifendem Deckel, 3 cm Höhe und gleichem Durchmesser gefüllt und mit einem trockenen sauberen Glasstab umgerührt. Sie wurden annähernd jeden Tag erneuert, nachdem die Schälchen jedesmal einer gründlichen Reinigung unterzogen worden waren.

Durch diese Maßnahme schien gewährleistet, daß die Lösungen hinreichend rein und die einzelnen Konzentrationen zugleich genügend genau wurden.

2. Berechnung von Permeabilitätsänderungen aus osmotischen Koeffizienten.

Es liegt nahe, als einfachsten Ausdruck für eine Permeabilitätsänderung den Unterschied der Grenzkonzentrationen des zur Untersuchung verwendeten Salzes zu Beginn und am Ende des Versuches heranzuziehen; denn nach allgemeiner Annahme bedingt eine Änderung der Permeabilität auch eine Änderung der Grenzkonzentration.

Leider kann man, wie genauere Überlegung zeigt, diesen einfachen Weg nicht beschreiten, da sich einerseits der osmotische Wert der Zelle während des Versuches ändern könnte, andererseits aber anzunehmen ist, daß aus einer höheren Konzentration des Plasmolytikums bei gleicher Permeabilität mehr Salz in die Zelle eindringt (höheres Gefälle) als aus geringerer, was eine höhere Permeabilität vortäuscht. Diese Schwierigkeiten suchten

Lepeschkin und Tröndle dadurch zu vermeiden, daß sie zu Beginn und am Ende des Versuches die „Permeabilitätsfaktoren" ermittelten. Sie bezogen nämlich die jeweils, nach ihrer Annahme, in die Zelle eingedrungenen Salzmengen auf die im Versuch gefundenen Salzgrenzkonzentrationen. Beträgt eine dieser letzteren S′ Mol und die bei Impermeabilität für das Salz theoretisch zu fordernde S Mol, so sind ja (nach Annahme) S′ — S Mol Salz in die Zelle eingedrungen. Wir finden also, wie Tröndle (1910, S. 182) auf etwas anderem, Lepeschkin (1908, S. 207; 1909, S. 326) aber auf sehr umständlichem Wege errechnete, als „Permeabilitätsfaktor μ" den Ausdruck: $\frac{S' - S}{S'}$. Abgesehen davon, daß wir S nur mit Hilfe des ungenau bekannten physikalischen isotonischen Koeffizienten (i) ermitteln können, stellt diese Formel mehr einen praktischen Ausweg als eine ideale Lösung dar; denn, solange wir nicht Zellen mit ganz gleichem und konstantem osmotischen Wert verwenden können, schalten wir die oben genannten Schwierigkeiten nur ungefähr aus. S läßt sich aus der Grenzkonzentration für den, wie man annimmt, so gut wie nicht permeierenden Rohrzucker (Z) bestimmen: $S = \frac{Z}{i}$. Das Verhältnis $\frac{Z}{S'}$ nennen wir bekanntlich den osmotischen Koeffizienten (i′). Aus unserer Formel ergibt sich daher:

$$\mu = \frac{S' - S}{S'} = 1 - \frac{S}{S'} = 1 - \frac{Z}{i \cdot S'} = 1 - \frac{i'}{i}.$$

Man ermittelt somit aus dem im Versuch jeweils gefundenen (physiologischen) osmotischen Koeffizienten und dem, allerdings von der Konzentration des Plasmolytikums abhängigen (physikalischen) isotonischen Koeffizienten einen relativen Wert für die Permeabilität, aus dessen wechselnder Größe man auf Permeabilitätsänderungen schließt. Da sich jedoch der (theoretische) isotonische Koeffizient (i) bis jetzt für die verschiedenen Konzentrationen und die Temperaturen der Versuchslösungen nicht genau bestimmen läßt, sind wir gezwungen, einen unveränderlichen ungefähren Durchschnittswert dafür anzunehmen, wie es auch Lepeschkin und Tröndle tun[1]). Der hierdurch bedingte Fehler läßt sich

1) So nimmt Tröndle für Kochsalz i = 1,7 (1910, S. 183, Anm. 2) (bezogen auf Rohrzucker = 1) anstatt der maximal zwischen 1,68 und 1,74 (entsprechend 1,0 bezw. 0,5 Mol NaCl) liegenden Werte.

nicht nur hier, sondern bei allen genaueren Permeabilitätsbestimmungen nach der plasmolytischen Methode unter keinen Umständen vermeiden.

Während Lepeschkin sich damit begnügt, festzustellen, daß Änderungen der μ-Werte vorkommen und daß diese gleichsinnig gerichtet sind, drückt Tröndle diese Änderungen in Prozenten aus, um seine verschiedenen Ergebnisse miteinander vergleichen zu können. Im Gegensatz hierzu schien es mir richtiger, vor allem wegen der übersichtlicheren Rechenweise, die Differenz der gefundenen μ- bezw. i′-Werte als Maß der Permeabilitätsänderung heranzuziehen. An sich ist es ja einerlei, ob man von vornherein annehmen will, daß diese Änderungen von der nach unbekannten Gesetzen variierenden absoluten Höhe der Permeabilitätsfaktoren abhängen (Prozentberechnung) oder nicht. Bedenkt man aber, daß nach Tröndles Rechenweise eine μ-Änderung — wie sie bei diesem Autor auch vorkommt — von 0,0 auf irgend einen Wert als $+ \infty\,\%$ ausgedrückt werden müßte, oder aber bei meinen Versuchen mit *Rhoeo* sich eine derartige Änderung von 0,04 auf 0,08 als $+ 100\,\%$ äußern würde, während eine entsprechende Abnahme von 0,08 auf 0,04 nur $- 50\,\%$ betrüge, so liegt es nahe, meiner Rechenweise (Differenz) den Vorzug zu geben.

Nehmen wir als Maß für die Permeabilitätsänderungen die Differenz der zu Beginn und am Ende eines jeden Versuches gefundenen μ-Werte, so können wir i eliminieren, wenn wir diesen (physikalischen) Koeffizienten als Konstante annehmen und den dadurch bedingten Fehler in Rechnung ziehen. Wir können alsdann den Ausdruck für die Permeabilitätsänderung: $\mu_1 - \mu_2$ oder $\left(1 - \frac{i'_1}{i_1}\right) - \left(1 - \frac{i'_2}{i_2}\right)$ mit dem für i_1 und i_2 usw. angenommenen Mittelwert i multiplizieren (wir haben ja nur Faktoren vor uns!) und erhalten so: $(i - i'_1) - (i - i'_2) = i'_2 - i'_1$. Dieser Wert wird allerdings bei Permeabilitätszunahme negativ, da die osmotischen Koeffizienten um so kleiner sind, je mehr Salz permeiert. Der Übersichtlichkeit halber multiplizieren wir oben mit $-i$ statt mit i, wodurch wir auch der Richtung der Permeabilitätsänderung entsprechende positive oder negative Werte erhalten.

Wir haben also unter der Voraussetzung, daß die plasmolytische Methode für solche Messungen brauchbar ist, ein einfaches Maß (Di) für die Permeabilitätsänderung in der Differenz der zu Beginn (i'_1)

und am Ende (i'_2) eines Versuches gefundenen osmotischen Koeffizienten: $\mathbf{Di} = i'_1 - i'_2$.

3. Die Untersuchungsobjekte.

Um die von Lepeschkin und Tröndle gefundenen Ergebnisse nachzuprüfen, mußten selbstverständlich vor allem ihre Versuchspflanzen herangezogen werden. Aus praktischen Gründen empfahl es sich, nur wenige Objekte, diese dafür aber um so genauer zu untersuchen. Die von Lepeschkin unter anderem benutzten Leguminosengelenke (*Phaseolus*, *Mimosa*) wurden von mir absichtlich ganz beiseite gelassen, da anzunehmen ist, daß bei ihnen infolge der ausgesprochenen Lichtempfindlichkeit und der auf Turgoränderungen beruhenden Photoreaktionen besondere Verhältnisse vorliegen, daß wir es also hier mit ganz anders verlaufenden Erscheinungen zu tun haben, als bei den gewöhnlichen Blattzellen. Ich beschränkte mich daher auf die von Lepeschkin ferner untersuchten Epidermiszellen von *Rhoeo discolor* und des weiteren auf Tröndles Hauptobjekt, die Blätter von *Buxus sempervirens*, an denen der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität scheinbar mit besonderem Erfolg untersucht worden war.

Außer den beiden genannten Pflanzen habe ich noch eine Reihe anderer Blätter auf ihre Brauchbarkeit für eine vergleichende Bestimmung osmotischer Koeffizienten geprüft. Von Landpflanzen scheinen Blätter von *Hedera helix* hierfür geeignet zu sein, insbesondere wegen der Größe ihrer Blattfläche, die eine Zerteilung in mehrere Stücke gestattet, und der Größe der Palisadenzellen. Meine für *Buxus* ausgearbeitete Methode kann für dieses Objekt vollständig übernommen werden. Merkwürdig ist aber die Tatsache, die einer weiteren Untersuchung wert wäre, daß ich bei *Hedera* die NaCl-Grenzkonzentration höher gefunden habe als die von Rohrzucker, so daß der osmotische Koeffizient meist kleiner als 1 (0,95) wird! Da die *Hedera*-Blätter jedoch gegenüber *Buxus* keine besonderen Vorteile bieten, habe ich hiermit keine weiteren Versuche angestellt. Auch die von Tröndle zu einigen wenigen Versuchen herangezogenen Blätter von *Tilia* und *Acer* habe ich nicht mehr untersucht, da sich einerseits geeignete dünne Schnitte hier nur schwer anfertigen lassen, andererseits aber das Verhalten dieser Blätter bei Plasmolyse vorerst genau erforscht werden müßte, wozu mir die nötige Zeit nicht zur Verfügung stand. Ferner habe ich versucht, die Herstellung von Schnitten zu vermeiden und auch

sonst unter möglichst natürlichen und konstanten Bedingungen zu arbeiten. Hierfür schienen in erster Linie gewisse Wasserpflanzen geeignet, von denen ganze Blätter oder Blattstücke mit der plasmolytischen Methode untersucht werden können, wobei sich zugleich durch Anwendung einer Wasserimmersion vermeiden läßt, die Objekte zur mikroskopischen Untersuchung aus dem Plasmolytikum herauszunehmen. Leider haben aber die Blattzellen der meisten Wasserpflanzen sehr dünne Membranen und nur wenig Inhaltskörper, so daß die ersten Anfänge der Plasmolyse sich nur schwer beobachten lassen. Ein geeignetes Objekt wären Blattstücke von *Vallisneria spiralis*, wenn nicht deren Zellmembranen für Zucker offenbar so wenig durchlässig wären, daß sie in diesem Plasmolytikum schrumpfen. *Elodea* hat den Nachteil, daß die Plasmolyse sehr unregelmäßig eintritt, was übrigens auch bei *Spirogyra*-Fäden der Fall ist. Da es bei diesem Objekt nach meinen Beobachtungen schwer ist, zu Beginn und am Ende eines Versuches an wirklich gleichwertigen Zellen die Grenzkonzentrationen zu bestimmen — die von Lepeschkin hierfür angewandte Methode erscheint sehr ungenau — wurde auch von einer Untersuchung dieses Objektes abgesehen.

Abschnitt II.

Fehlergrenzen der Methodik.

Zur Beurteilung der Versuchsergebnisse müssen wir vor allem die Zuverlässigkeit der angewandten Methodik kennen. Lepeschkin und Tröndle machen hierüber keine näheren Angaben, weshalb diese wichtige Frage hier eingehender behandelt werden muß.

1. Fehler der Lösungen.

Da ich nur Änderungen aus den Versuchen entnehmen will, die genaue absolute Höhe der Grenzkonzentrationen also keine wesentliche Rolle spielt, mußte vor allem darauf gesehen werden, daß zu Beginn und am Ende eines jeden Versuches immer genau gleich konzentrierte Lösungen verwendet wurden, weshalb ich jeweils für diese beiden Untersuchungen dieselben Schälchen mit den gleichen Lösungen gebrauchte. Bei der Herstellung der Lösungen können die Fehler wegen ihrer geringen Größe vernachlässigt werden, die etwa durch Differenzen im Feuchtigkeitsgehalt der

Chemikalien oder andere kleine Ungenauigkeiten beim Abwägen bedingt sind. Für die mit der Bürette hergestellten einzelnen Lösungen betrug der Unterschied in den jeweils benötigten Mengen der Stammlösung ungefähr 0,20 cm^3. Die Büretten gestatteten bei einer Teilung von 0,05 bezw. 0,02 cm^3 noch eine genaue Ablesung halber Teilstriche, also 0,025 bezw. 0,01, während die Zwischenwerte geschätzt wurden. Somit macht der hierdurch bedingte Fehler nur wenige Prozente der weiter unten erwähnten Fehlergrenzen aus, so daß wir auch ihn bei meinen Versuchen vernachlässigen können.

2. Fehler der Beobachtung.

Leider kann man bei meinen Untersuchungsobjekten den Grad der Plasmolyse nicht genau durch Messung bestimmen, so daß wir auf (subjektive) Schätzungen angewiesen sind. Je nach dem Verhalten der verschiedenen Zellen ergibt sich hieraus ein mehr oder weniger großer Fehler, der sich nicht umgehen läßt.

Zur Bestimmung der Grenzkonzentrationen stufen wir ja unsere Lösungen so ab, daß wir eben noch deutliche Unterschiede im Plasmolysegrad feststellen können, den zwei benachbarte Konzentrationen hervorrufen. Keiner dieser Grade kann jedoch exakt bestimmt werden, jedem kommt ein gewisser Spielraum zu. Schätzen wir z. B. bei *Rhoeo* die Plasmolyse in 0,172 Mol Zucker als Grad x, während sie in Wirklichkeit etwas stärker ist, der genaue Grad x also in etwa 0,170 Mol schon erreicht wäre, so erhalten wir offenbar einen Fehler (0,002 Mol). Wir können jedoch annehmen, daß dieser nicht größer werden kann als der halbe Unterschied zweier Konzentrationsstufen (hier also 0,004 Mol), da sonst derselbe Plasmolysegrad bereits in der nächst schwächeren Konzentrationsstufe gefunden würde. Dieser Fehler kann auch in umgekehrtem Sinne eintreten und zwar in gleicher Weise bei den Zucker-, wie auch bei den Salzkonzentrationen (der entsprechende halbe Abstand ist hier 0,0025). Die so für alle Versuche bedingte Fehlergrenze müssen wir an einem Beispiel (mittlere Werte) berechnen. Stellen wir „Grenzplasmolyse“ in 0,172 Mol Zucker und in 0,105 Mol Salz fest, so finden wir den osmotischen Koeffizienten $i' = \frac{0{,}172}{0{,}105} = 1{,}638$. Statt 0,172 setzen wir 0,172 + 0,004 (siehe oben!) und für 0,105 0,105 $\pm$ 0,0025 ein. Berechnen wir für diese Zahlen $i' \left(\frac{0{,}168}{0{,}105}\right.$,

$\frac{0{,}176}{0{,}105}$, $\frac{0{,}172}{0{,}1075}$ usw.), so erhalten wir: **1,563**; 1,600; 1,600; 1,638; 1,639; 1,677; 1,678; **1,718**. Die größte und kleinste Abweichung vom Mittelwert ergibt offenbar den maximalen Fehler (+ 0,080 bzw. — 0,075) oder die Fehlergrenze $F_{i'} = \pm 0{,}078$. Entsprechend finden wir den Fehler bei den Untersuchungen von *Buxus*. Tröndle gibt hierfür selbst an (1910, S. 184), daß seine Genauigkeit „0,037 Mol Saccharose und 0,022 Mol NaCl" beträgt. Die Unterschiede der Konzentrationen sind bei mir wie bei Tröndle für Zucker 0,075 Mol und für Kochsalz 0,044 Mol. Wieviel dieser Fehler jedoch für die Änderung des Permeabilitätsfaktors μ ausmacht, hat Tröndle nicht berechnet, so daß man sich dessen Einfluß auf die Ergebnisse nicht vor Augen halten kann. Nehmen wir an, die Grenzkonzentrationen seien (im Mittel) 1,200 Mol Zucker und 0,838 Mol Salz, so finden wir nach dem oben Gesagten eine maximale Abweichung: $F_{i'} = \pm 0{,}085$ vom Mittelwert $i' = 1{,}43$. Berechnen wir diese Änderung nach Tröndle in Prozenten von μ, so finden wir entsprechend $i' = 1{,}43$, $\mu = 0{,}160$ und die Abweichungen $\mu_1 = 0{,}106$, $\mu_2 = 0{,}206$. Dies ergibt $+29\,\%$, $-34\,\%$ oder rund $\pm 30\,\%$ als maximalen Fehler.

Wir sehen, daß unserer Methodik hier eine nicht zu umgehende Fehlergrenze gezogen ist, die für die Beurteilung der Permeabilitätsänderungen sehr wesentlich erscheint, bei den meisten solchen plasmolytischen Arbeiten aber nicht berücksichtigt wurde.

3. Fehler bei Berechnung der Permeabilitätsänderung.

Wie bereits S. 507 erwähnt, müssen wir bei der Permeabilitätsbestimmung einen durch die nur ungenaue Kenntnis der (physikalischen) isotonischen Koeffizienten (i) bedingten Fehler in Kauf nehmen. Wenn Lepeschkin (1923, S. 296) angibt, daß „der theoretische isosmotische (= isotonische) Koeffizient durch die Permeabilitätsänderung nicht geändert wird" und daher eine genaue Bestimmung der osmotischen Koeffizienten (i') für unsere Untersuchungen genügt, so gilt dies nur bedingt; nämlich wenn die Salzgrenzkonzentrationen durchwegs gleich wären, was aber nicht der Fall ist. Ziehen wir wie Lepeschkin (1909) aus mehreren μ-Werten einen Durchschnitt und vergleichen diese Mittelwerte untereinander, so müssen wir als i-Fehlergrenze offenbar diejenigen i-Werte annehmen, die der höchsten und der niedrigsten

bei den verglichenen Versuchsserien vorkommenden Salzgrenzkonzentration entsprechen. Ohne auf den von Lepeschkin (1923, S. 295, 296) an einem beliebigen Beispiel mit einer scheinbar willkürlichen Änderung des isotonischen Koeffizienten berechneten Fehler (20% einer Verhältniszahl der Permeabilitätsfaktoren! Was sagt uns das?) näher einzugehen, will ich diese Größe für die von ihm (1909, S. 331f.) angegebenen vier Versuche mit *Rhoeo*-Blättern berechnen. Die maximalen Abweichungen der Salzgrenzkonzentrationen eines Versuches liegen hier zwischen 0,007 und 0,012 Mol KNO_3. Der Durchschnitt ergibt ungefähr 0,009 Mol. Diese Grenzkonzentrationen selbst liegen zwischen 0,112 und 0,124 Mol KNO_3. Nach der Gefrierpunktsmethode bestimmt, entsprechen den Konzentrationen 0,1 und 0,2 Mol KNO_3 ungefähr die isotonischen Koeffizienten 1,790 und 1,725 [bei Gefriertemperatur (!), daher für unsere Untersuchungen ungenau], woraus wir durch Interpolation für unsere Abweichungen (0,009 Mol) die runden Werte $i_1 = 1{,}78$, $i_2 = 1{,}77$ schätzen. Nehmen wir als durchschnittlichen osmotischen Koeffizienten 1,60 an, so erhalten wir als Fehlergrenze $\mu_1 = 0{,}101$, $\mu_2 = 0{,}096$. Für unser Maß Di ergibt sich die Fehlergrenze folgendermaßen: S. 508 setzten wir in dem Ausdruck $(i_1 - i_1') - (i_2 - i_2')$ den Wert $i_1 = i_2$; nehmen wir statt dessen die hier ermittelten Werte, so erhalten wir: $(i_2' - i_1') + (i_1 - i_2)$ oder als Fehlergrenze, die ja auch negativ sein kann, da wir i_1 und i_2 vertauschen dürfen: $+ 0{,}01$. Den aus Lepeschkins Versuchen errechneten[1]) Ergebnissen (Di-Werten, ungefähr $+ 0{,}050$) steht also die im Verhältnis zu anderen Fehlern noch relativ kleine i-Fehlergrenze von $+ 0{,}010$ (Di) gegenüber.

Berechnet man für jeden Einzelversuch die Permeabilitätsänderung ($Di = i_1' - i_2'$), so kommt für die Ermittlung des i-Fehlers nur der maximale Unterschied der beiden hierfür verwendeten Salzgrenzkonzentrationen in Betracht. Da jedoch bei meinen Versuchen diese maximalen Unterschiede etwas größer sind als bei Lepeschkin, ergibt sich hier als Durchschnitt doch dieselbe i-Fehlergrenze: $\pm 0{,}01$ (Di).

Wollen wir diese Fehlergrenze für Permeabilitätsbestimmungen an *Buxus*-Blättern ermitteln, so müssen wir den isotonischen Koeffizienten (i) des hier verwendeten NaCl aus dem Äquivalentleitvermögen (18° C) berechnen, da für die benötigten höheren

1) S. a. S. 524.

Konzentrationen Gefrierpunktsbestimmungen nicht vorliegen. Die von Tröndle[1]) gefundenen Grenzkonzentrationen schwanken zwischen 0,573 und 1,080 Mol NaCl. Die daraus in dieser Weise berechneten isotonischen Koeffizienten ergeben sich für 0,5 Mol und 1,0 Mol NaCl zu 1,742 bezw. 1,681. Die Salzgrenzkonzentrationen einer Versuchsreihe (aus deren Einzelwerten jeweils der Mittelwert berechnet wird) weichen durchschnittlich um 0,1 Mol NaCl voneinander ab. Wir müssen also im Mittel eine Fehlergrenze von $\pm$ 0,012 (durch Interpolation) für den als Konstante (i = 1,700) in Rechnung gestellten isotonischen Koeffizienten annehmen; bei einem durchschnittlichen osmotischen Koeffizienten (i') von 1,300, dem ein μ-Wert 0,235 entspricht, beträgt der mittlere i-Fehler (μ_1 = 0,241, μ_2 = 0,230) daher $\pm$ 2,5 % μ[2]). Für meine Versuche mit *Buxus* ergibt sich dieser Fehler wie bei *Rhoeo* wieder nur aus den Abweichungen der NaCl-Grenzkonzentrationen eines Versuches. Während die Konzentrationen mit den von Tröndle gefundenen übereinstimmen, betragen die Schwankungen im Mittel nur 0,036 Mol NaCl, so daß sich der Fehler als Änderung von **Di** um $\pm$ **0,005** äußert.

Auf besondere Genauigkeit können die hier angeführten Fehlerberechnungen natürlich keinen Anspruch erheben, da uns die physikalischen isotonischen Koeffizienten ja nur sehr unvollkommen bekannt sind. Wenn auch die durch Verwendung eines Mittelwertes für diese Koeffizienten entstehenden Fehlermöglichkeiten im Verhältnis zu den anderen methodischen Fehlern nur klein sind, so sehen wir jetzt wenigstens klar, um welche Größenordnung es sich dabei handelt, was in der Literatur bisher dunkel gelassen worden war.

Außer diesen mathematisch festzustellenden Fehlern gibt es noch eine Reihe physiologisch bedingter, auf die ich hier nicht näher eingehen will, da sie sich zahlenmäßig nicht exakt erfassen lassen.

Da sich der Beobachtungsfehler und der durch die Wahl eines Durchschnittswertes für den isotonischen Koeffizienten bedingte auch addieren können, so erhalten wir zum mindesten einen maximalen Fehler von $\pm$ **0,088 (Di)** für die Versuche mit *Rhoeo* und $\pm$ **0,090 (Di)** bezw. $\pm$ **32,5** % μ bei *Buxus*.

---

1) S. a. 1910, S. 183, Anm. 2.

2) Der größte bei Tröndles Versuchen vorkommende i-Fehler beträgt etwa 7 %.

Bei der Betrachtung der Ungenauigkeiten unserer Methode konnten wir nur den maximalen Fehler der einzelnen Versuchsergebnisse ermitteln. Nur relativ wenige Resultate ergeben, wie wir sehen werden, einen Ausschlag, der größer ist als diese Fehlergrenze. Infolgedessen müssen wir überlegen, wie weit wir durch Berechnung eines Mittelwertes einer Versuchsserie zu genaueren Ergebnissen kommen können. Wenn wir annehmen, daß die Abweichungen der Einzelwerte von diesem Durchschnitt nur auf methodischen Fehlern beruhen, was jedoch nicht der Fall zu sein scheint, so können wir nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung aus der Anzahl der Einzelwerte und aus den Abweichungen den „mittleren Fehler" dieses Wertes berechnen. Auf mathematischem Wege kommt man zu der Formel:

$$m = \sqrt{\frac{S}{n(n-1)}}.$$

Hierin bedeutet S die Summe der Quadrate der einzelnen Abweichungen vom Mittel und n die Anzahl der Einzelwerte[1]).

Der „mittlere Fehler" (m), der natürlich immer ebensogut positiv wie negativ sein kann, läßt uns somit auch einen Schluß auf die Genauigkeit unserer Ergebnisse ziehen.

Abschnitt III.

Versuche mit *Rhoeo discolor*.

Da Lepeschkin, wie bereits (S. 499) erwähnt, an diesem Objekt Permeabilitätsänderungen unter dem Einfluß des Lichtes feststellen konnte, lag es nahe, hieran derartige Versuche nach der Methode dieses Forschers auszuführen. Leider gibt uns Lepeschkin keinen tiefen Einblick in die von ihm angewandte Arbeitsweise; so müssen wir seinen Angaben entnehmen (1909, S. 331f.; 1923, S. 295, Anm. 2), daß die Grenzkonzentrationen für Zucker und Salz jedesmal an einem einzigen Schnitt bestimmt wurden. Bei anderen Versuchen wurden sogar (S. 332) die Grenzkonzentrationen vor und nach Verdunkelung (bezw. Belichtung) an einem Schnitt bestimmt. Da bei längerer Plasmolysedauer eine größere Salzmenge eintritt als bei kurzer und dies eine höhere Permeabilität vortäuscht, müssen alle Schnitte genau gleich lange Zeit in der Salz-

1) Siehe Auerbach (1912).

lösung verweilen. Außerdem hat die Plasmolyse in Rohrzucker nach Fittings und meinen Erfahrungen nach der von Lepeschkin angenommenen Dauer („gewöhnlich nur 30—45 Minuten") noch nicht ihr Maximum erreicht, so daß der Plasmolysegrad verschieden ist, wenn die Schnitte etwas länger oder kürzer im Zucker verbleiben. Wie Lepeschkin den so möglichen Fehlern entgegentrat, ist ebensowenig, wie überhaupt eine genauere Angabe seines Verfahrens, in seinen Arbeiten zu finden.

Da mir die Methodik bei den *Rhoeo*-Versuchen Lepeschkins ungenau erschien, habe ich meine Untersuchungen nach den von Fitting gesammelten Erfahrungen angestellt.

Die von mir untersuchten *Rhoeo*-Pflanzen befanden sich während der kalten Jahreszeit in einer Warmhausabteilung der Gewächshäuser, sonst in einem zeitweise abgedeckten Freilandkasten. Zu den Versuchen wurden nur fehlerfreie, vollturgeszente, nicht zu junge Blätter mit möglichst dunkler Blattunterseite verwendet. Da die Pflanzen in geschlossenem Raum sehr bald welken und Schädigungen zeigen, wurden die Blätter an dem Standort der Pflanze an der Basis abgeschnitten und bis zur Beendigung des Versuches mit der Schnittfläche in Gläser mit Leitungswasser gestellt. Die unten besprochenen Versuche wurden während der Monate Mai bis Juli 1926 in einem Dunkelzimmer des „Versuchsgewächshauses" ausgeführt, wobei die Blätter in einem geräumigen Dunkelschrank verweilten. Befanden sich die zu untersuchenden Objekte im Tageslicht, so wurde die Plasmolyse auch bei diesem vorgenommen; waren sie jedoch verdunkelt worden, so wurde während der ganzen Permeabilitätsbestimmungen bei schwachem gelbem Licht (10kerzige elektrische Lampe mit braunem Schutzglas, wie für photographische Zwecke) gearbeitet, da eine wahrscheinlich noch unwirksamere rote Beleuchtung zu schwach war, um darin gleichmäßige Schnitte herstellen zu können[1]). Zur mikroskopischen Beobachtung wurde das Licht einer etwa 15kerzigen elektrischen Mattlampe mit schwarzem Papier so weit abgeblendet, daß nur der Mikroskopspiegel beleuchtet war. Da sich eine entsprechende Kontrolle nicht durchführen läßt, wird angenommen, daß während dieser kurzen, aber stärkeren Be-

---

1) Lepeschkin (1909, S. 330) gibt nur an: „Das Mikroskopieren im Dunkeln fand bei Kerzenbeleuchtung (Laterne) und mit Hilfe von einer mit CuOAm gefüllten Kugel statt."

lichtung der Schnitte keine wesentliche Änderung der Permeabilität bezw. des Plasmolysegrades eintritt.

Zur Untersuchung wurden in der üblichen Weise aus der Mittelrippe der *Rhoeo*-Blätter durch entsprechende Längs- und Quereinschnitte zwei Parallelreihen von Schnitten hergestellt, von denen die aufeinanderfolgenden der einen Reihe in die Salzlösungen, die der anderen aber in die entsprechenden Zuckerlösungen steigender Konzentration gelegt wurden. Hierzu wurden und zwar für die Zucker-, wie auch für die Salzlösungen immer besondere, gut vernickelte Pinzetten und solche aus nicht rostendem Kruppstahl verwendet. Um den Zutritt der Lösungen zu den Epidermiszellen bei allen Schnitten in gleicher Weise zu ermöglichen, muß darauf geachtet werden, daß alle Schnitte von ungefähr gleicher Dicke sind und daß sie nicht auf den Lösungen schwimmen. Von einem Wässern der Schnitte (s. Fitting, 1915) wurde abgesehen, um die Untersuchungsdauer nicht noch weiter zu verlängern. Zu Beginn eines jeden Versuches wurde zunächst an wenigen Probeschnitten der ungefähre osmotische Wert der Epidermiszellen ermittelt. Sodann füllte ich die erforderlichen Lösungen in die Schälchen und stellte je zwei Serien von Zucker- und Salzlösungen zusammen, so daß immer mindestens zwei Parallelbestimmungen nebeneinander hergehen konnten. Als Plasmolytika dienten bei *Rhoeo* Rohrzucker und Kalisalpeter. Abstufungen der einzelnen Konzentrationen um 0,008 Mol Zucker und 0,005 Mol Salpeter erwiesen sich als geeignet, da bei noch kleineren Stufen eine genaue Unterscheidung der Plasmolysegrade zweier benachbarter Konzentrationen meist nicht mehr möglich ist, so daß die Fehlergrenze hierdurch nicht herabgesetzt werden kann. Da die Plasmolyse bei unserem Objekt nicht in allen Zellen eines Schnittes gleichmäßig eintritt, wurde als Plasmolysegrad das Verhältnis plasmolysierter zu nichtplasmolysierten Zellen gewählt[1]). Es bedeuten daher:

0: keine gv: ganz vereinzelte v: vereinzelte $^1/_3$, $^1/_2$, $^2/_3$, $^3/_4$: $^1/_3$ bezw. $^1/_2$ usw. aller ∞: fast alle pl: alle	Epidermiszellen eines Schnittes zeigen Plasmolyse.

1) Siehe auch Fitting, 1915, S. 6.

„—“ bedeutet „nicht untersucht“. In manchen Fällen war es auch erforderlich, Bezeichnungen wie „$^1/_2$—$^2/_3$“ anzuwenden. Die Konzentration, in der die Hälfte aller Zellen Plasmolyse zeigt, wurde als „Grenzkonzentration“ bezeichnet und zur Berechnung der osmotischen Koeffizienten herangezogen. Aus dem bei allen Versuchen ziemlich gleichen Verlauf der Plasmolyse — Tabelle 1 gibt ein Beispiel — können wir entnehmen, daß das Plasmolysemaximum in Salpeter sicher nach etwa einer halben Stunde, bei Zucker hingegen nach $1^1/_2$—2 Stunden erreicht wird[1]). Der Plasmolysegrad wurde daher bei allen Versuchen nach der hier angegebenen Zeit bestimmt, indem die Schnitte einzeln nacheinander auf einem Objektträger in ihrem Plasmolytikum bei etwa 300facher Vergrößerung mikroskopisch untersucht wurden, was für jede Schnittserie nur wenige Minuten in Anspruch nahm.

Tabelle 1.

Aufenthalt in der Lösung Min.	Mol KNO_3				
	0,110	0,115	0,120	0,125	0,130
10	0	0	v	$^3/_4$	$^3/_4$
20	—	v	$^1/_2$	∞	pl
30	—	$^1/_2$	$^3/_4$	∞	pl
40	—	$^1/_3$—$^1/_2$	$^1/_3$	∞	pl
90	—	—	—	$^3/_4$	∞

Aufenthalt in der Lösung Stdn.	Mol Rohrzucker				
	0,164	0,172	0,180	0,188	0,196
1	gv	gv	gv	gv	$^1/_3$
$1^1/_2$	gv	gv	v	v	$^1/_2$
2	gv.	gv	v	v	$^1/_2$

Da man die Schnitte solange im Plasmolytikum lassen muß, erscheint es technisch unmöglich, den Einfluß relativ kurzer Belichtungen zu ermitteln, da man nicht weiß, ob man alsdann bei Dunkelheit oder bei Licht (jedesmal neuer „Reiz“) plasmolysieren soll, und wie weit ein dadurch etwa bedingter Fehler das Ergebnis trübt. Aus dem in Tabelle 1 angegebenen Versuch entnehmen wir als Grenzkonzentrationen („$^1/_2$“) 0,196 Mol Zucker und 0,115 Mol KNO_3. Somit ergibt sich für diesen Versuch ein osmotischer Koeffizient (i′) von $\left(\frac{0{,}196}{0{,}115} =\right)$ 1,704. Die i′-Werte aller zu vergleichen-

1) Hierbei sind die Zeitangaben immer vom Augenblick des Einlegens des letzten Schnittes in die Lösung an gerechnet.

den Versuche müssen, um möglichste Genauigkeit zu erzielen, auf ein und denselben Plasmolysegrad (bei meinen Versuchen „$^1/_2$“) bezogen werden, da sich zeigt, daß die aufeinanderfolgend geschätzten Plasmolysegrade in den abgestuften Zuckerkonzentrationen oft von den Plasmolysegraden in den entsprechenden Salzkonzentrationen abweichen. Tabelle 2 möge dies erläutern. Finden wir, wie in dem hier angegebenen Versuch, in keiner Lösung den Plasmolysewert $^1/_2$, so nehme ich immer, um willkürliche Interpolationen zu vermeiden, den Mittelwert zwischen der nächst niederen und nächst höheren Konzentrationsstufe; bei dem angeführten Beispiel daher 0,192 und 0,1125, woraus $i' = 1{,}706$ folgt. Berechnen wir hingegen aus dem Plasmolysegrad $^3/_4$ den osmotischen Koeffizienten, so erhalten wir 1,633; der Unterschied solcher Koeffizientenwerte liegt jedoch fast immer innerhalb der von uns aufgestellten maximalen Fehlergrenze ($\pm$ 0,088 Di).

Tabelle 2.

Mol Rohrzucker .	0,172	0,180	0,188	0,196	0,204	0,212
Plasmolysegrad .	0	0	gv	$^3/_4$.	∞	pl
Mol KNO_3 . .	0,105	0,110	0,115	0,120	0,125	0,130
Plasmolysegrad .	0	$^1/_3$	$^2/_3$	$^3/_4$	∞	pl

Da wir nicht wissen, wovon die bei den einzelnen Blättern sehr verschiedene absolute Höhe der osmotischen Koeffizienten abhängt, können wir an sich Einzelwerte untereinander nicht vergleichen. Um jedoch festzustellen, ob ganz allgemein ein Unterschied zwischen den osmotischen Koeffizienten belichteter und verdunkelter Blätter zu finden ist, wurden aus mehreren Werten verschiedener Blätter Durchschnitte gezogen:

1. Blätter in der Sonne abgeschnitten und sofort untersucht:

$i' = 1{,}704$
1,567
1,638
1,565
1,600
1,631
1,631

Der Durchschnitt ergibt **1,619**; der mittlere Fehler beträgt $\pm$0,018, wenn wir ihn nach der S. 515 angegebenen Formel aus den Abweichungen der Einzelversuche vom Mittelwert berechnen.

2. Blätter bei trübem Wetter abgeschnitten und sofort untersucht:

1,**426**	
1,500	
1,570	
1,467	
1,464	Hieraus ergibt sich ein Durchschnitt
1,533	von **1,567** und ein mittlerer Fehler
1,**739**	von $\pm$ 0,031.
1,704	
1,631	
1,600	
1,600	

Man könnte geneigt sein, hieraus zu schließen, daß bei Sonnenschein die osmotischen Koeffizienten größer und somit die Permeabilität kleiner ist als bei trübem Wetter. Dabei ist jedoch zu bedenken, daß in den hier und weiter unten angeführten Zusammenstellungen ein großer Teil der i'-Werte verschiedener Gruppen sich, ganz abgesehen von der maximalen Fehlergrenze ($\pm$ 0,088), überschneidet, während andererseits wenige Extremwerte (Fittings „anomale Koeffizienten"), deren Häufigkeit wir nicht genau kennen, das Mittel wesentlich beeinflussen, namentlich, wenn nicht so viele Einzelwerte zur Verfügung stehen — hier sind es nur wenige —, daß man eine gleichmäßige Verteilung solcher hoher und niederer Extremwerte in einer Gruppe oder ihr gleich häufiges Auftreten bei allen Gruppen annehmen kann.

Wurden Blätter verdunkelt, so ergaben sich folgende Koeffizienten:

3. Blätter 2—6 Stunden verdunkelt:

1,566	
1,568	
1,568	
1,**504**	Durchschnitt: **1,579**; Mittlerer
1,633	Fehler: $\pm$ 0,017.
1,535	
1,548	
1,**657**	
1,634	

4. Blätter 14—24 Stunden verdunkelt:

1,567	
1,569	
1,668	
1,631	
1,600	
1,569	Durchschnitt: **1,602**; mittlerer
1,618	Fehler: $\pm$ 0,009.
1,600	
1,600	
1,600	
1,564	
1,635	

Wir sehen hieraus, daß die kürzer verdunkelten Blätter annähernd dieselben osmotischen Koeffizienten besitzen wie die bei trübem Wetter untersuchten Pflanzen, während die länger verdunkelten kaum einen Unterschied allen anderen gegenüber aufweisen. Somit können wir behaupten, daß ein wesentlicher Unterschied in der Größe der osmotischen Koeffizienten zwischen verdunkelten und belichteten Blättern nicht festzustellen ist.

An Hand einzelner Versuche soll nun gezeigt werden, ob und wie sich der osmotische Koeffizient eines Blattes bei Beleuchtungswechsel verändert. Aus den Tabellen 3—5 gehen alle Einzelheiten hervor.

Die Permeabilitätsabnahme, die uns Tab. 3 deutlich erkennen läßt, können wir als Reaktion auf eine Verringerung der Lichtintensität (hinter geschlossenem Fenster) oder auf den längeren Aufenthalt im Laboratorium betrachten. Jedenfalls zeigt sich ein Unterschied gegenüber der Permeabilitätszunahme, die wir bei völliger Verdunkelung erhalten (Tab. 4). Auch verdunkelte Blätter zeigen bei verlängertem Lichtabschluß (Tab. 5) noch eine Permeabilitätszunahme.

Diese Versuche lehren uns, daß man bei *Rhoeo* trotz der hohen Fehlergrenzen auf das Vorhandensein von Permeabilitätsänderungen rein qualitativ eben noch schließen könnte, wenn man nämlich nur den aus den Abweichungen einzelner Versuchsergebnisse bestimmten mittleren Fehler zur Beurteilung der Genauigkeit der Durchschnittswerte heranzieht. Sieht man hiervon ab, so lassen sich noch gegen die Ergebnisse dieselben Bedenken geltend machen, wie ich sie oben bezüglich der absoluten Höhe der osmotischen Koeffizienten erhoben habe.

Tabelle 3.

Datum 1926	Versuch Nr.	Vor der ersten Untersuchung: Beleuchtung	Vor der ersten Untersuchung: Blatt abgeschnitten um Uhr	Untersucht um Uhr	Grenzkonzentrationen I: Zucker Mol	Grenzkonzentrationen I: KNO_3 Mol	Am Fenster bis [1]) (2. Untersuchung)
29. IV.	7/9	Sonne 18°	12^{10}	12^{15}	0,184	0,115	15^{15}
18. V.	28/31	trüb	15^{40}	15^{45}	0,176	0,120	8^{45}
18. V.	29/32	„	15^{40}	15^{47}	0,172	$0{,}117_5$	8^{50}
18. V.	30/33	„	15^{40}	15^{50}	0,184	0,120	8^{55}
8. VI.	41/42 α	„	15^{30}	16^{30}	0,192	0,125	9^{20}
8. VI.	41/42 β	„	15^{30}	16^{35}	0,184	0,115	9^{15}
8. VI.	41/42 γ	„	15^{30}	16^{40}	0,208	$0{,}127_5$	9^{25}
23. VI.	44/45	trübe-heiter, 22°, (wechselnd)	9^{45}	9^{50}	0,180	$0{,}112_5$	12^{25}

Durchschnittliche Permeabilitäts-
Mittlerer Fehler:

Tabelle 4.

Datum 1926	Versuch Nr.	Vor der ersten Untersuchung: Beleuchtung (H = Himmel)	Vor der ersten Untersuchung: Blatt abgeschnitten um Uhr	Untersucht um Uhr	Grenzkonzentrationen I: Zucker Mol	Grenzkonzentrationen I: KNO_3 Mol	Verdunkelt bis (2. Untersuchung)
19. V.	34/35 α	H. bedeckt, 16°	15^{25}	15^{30}	0,200	0,115	9^{05}
19. V.	34/35 β	desgl.	15^{25}	15^{35}	0,196	0,115	9^{10}
20. V.	36/37 α	Sonne, 17°	11^{40}	11^{45}	0,172	0,105	15^{41}
20. V.	36/37 β	„ 17°	11^{40}	11^{50}	0,180	0,115	15^{37}
1. VII.	53/54	„ —	[2])	11^{40}	0,178	0,113	15^{35}
12. V.	22	H. bedeckt	12^{20}	12^{25}	0,180	0,120	17^{25}
1. VII.	55/56	hell	12^{30}	15^{45}	0,180	0,115	8^{45}
12. VII.	63/65	Sonne, 30°	11^{30}	17^{00}	0,172	0,105	8^{50}
15. VII.	71/73	H. bedeckt	20^{15} [3])	8^{25}	0,166	0,100	12^{25}

Durchschnittliche Permeabilitäts-
Mittlerer Fehler:

1) Durchwegs: Himmel bedeckt, 15° C. 2) Blatt nicht abgeschnitten. 3) Am Vortag.

Hell — weniger hell.

Grenzkonzentrationen II		Osmotischer Koeffizient		Permeabilitätsänderung		Am Fenster	Belichtung (ab Sonnenaufgang)
Zucker Mol	KNO_3 Mol	i'_1	i'_2	Zunahme + Di	Abnahme — Di	Stunden	Stunden
0,196	$0,122_5$	1,600	1,600	0	0	27	$10^1/_2$
0,196	$0,122_5$	1,467	1,600	—	0,133	17	$4^1/_2$
0,188	$0,117_5$	1,464	1,600	—	0,136	17	$4^1/_2$
0,196	$0,117_5$	1,533	1,668	—	0,135	17	$4^3/_4$
0,192	$0,117_5$	1,536	1,634	—	0,098	17	$5^1/_2$
0,192	$0,117_5$	1,600	1,634	—	0,034	17	$5^1/_2$
0,216	$0,132_5$	1,631	1,630	0,001	—	17	$5^1/_2$
0,192	0,115	1,600	1,670	—	0,070	$2^3/_4$	$(2^3/_4)$

änderung: **— 0,075.**
± 0,021.

Hell — dunkel.

Grenzkonzentrationen II		Osmotischer Koeffizient		Permeabilitätsänderung		Verdunkelt
Zucker Mol	KNO_3 Mol	i'_1	i'_2	Zunahme + Di	Abnahme — Di	Stunden
0,188	0,120	1,739	1,567	0,172	—	17
0,208	0,130	1,704	1,569	0,135	—	17
0,196	0,120	1,638	1,633	0,005	—	$3^1/_2$
0,188	$0,122_5$	1,565	1,535	0,030	—	$3^1/_2$
0,178	0,115	1,575	1,548	0,027	—	$3^1/_2$
0,188	0,125	1,500	1,504	—	0,004	2
0,188	$0,117_5$	1,565	1,600	—	0,035	15
0,184	0,115	1,638	1,600	0,038	—	16 (20° C)
0,174	0,105	1,660	1,657	0,003	—	4

änderung: **+ 0,041.**
± 0,023.

Tabelle 5.

Versuch Nr.	Verdunkelt Stunden: Vor der 1. Untersuchung	Verdunkelt Stunden: Nach der 1. Untersuchung	Osmotischer Koeffizient i'_1	Osmotischer Koeffizient i'_2	Permeabilitätsänderung Di
43 α	14	7	1,668	1,600	+ 0,068
43 β	14	7	1,631	1,569	+ 0,062
51/52	23	2	1,618	1,600	+ 0,018
56/57	15	$2^1/_2$	1,600	1,600	± 0

Durchschnittliche Permeabilitätsänderung: **Di = + 0,037.**
Mittlerer Fehler: ± 0,017.

Will man Lepeschkins Befunde mit meinen vergleichen, so muß man voraussetzen, daß beide genügende Genauigkeit besitzen. Da Lepeschkin im Gegensatz zu mir als isotonischen Koeffizienten des Rohrzuckers nicht 1,0, sondern 1,88 annahm, müssen wir die von ihm angegebenen osmotischen Koeffizienten durch diese Zahl dividieren, um unsere i'-Werte zu erhalten:

Lepeschkin (1909, S. 331). Tab. XIII.
Verdunkelung 70 Minuten.
Di-Mittel: — 0,04.

Schnitt Nr.	hell i'_1	Schnitt Nr.	Verdunkelt i'_2	Permeabilitätsänderung Di
1	1,58	7	1,61	— 0,03
2	1,59	8	1,62	— 0,03
3	1,60	9	1,61	— 0,01
4	1,60	10	1,65	— 0,05
5	1,60	11	1,66	— 0,06
6	1,59	12	1,64	— 0,05

Lepeschkin (1909, S. 332). Tab. XVI.
Schnitte 2 Stunden in Wasser.
Di-Mittel: + 0,05.

Schnitt Nr.	Verdunkelt i'_1	Schnitt Nr.	Belichtet i'_2	Permeabilitätsänderung Di
1	1,65	1	1,60	+ 0,05
2	1,65	2	1,60	+ 0,05
3	1,65	3	1,60	+ 0,05
4	1,63	4	1,58	+ 0,05
5	1,62	5	1,57	+ 0,05
6	1,65	6	1,60	+ 0,05

Da meine Versuche bei mehrstündiger Verdunkelung eine Permeabilitätszunahme: Di = + 0,04 ergaben, stehen sie in völligem Gegensatz zu denen Lepeschkins, der bei einer Verdunkelung von etwas mehr als einer Stunde eine Abnahme: Di = — 0,04 erhielt. Wie weit allerdings dieser Gegensatz durch eine Verschiedenheit der Methodik oder der Verdunkelungsdauer bedingt ist,

läßt sich ebensowenig übersehen wie der Einfluß, den die von mir früher ermittelten Fehlermöglichkeiten auf Lepeschkins Ergebnisse haben.

Abschnitt IV.

Versuche mit *Buxus sempervirens*.

Die Versuche mit *Buxus* sollten vor allem prüfen, ob sich die von Tröndle für die Permeabilitätsänderungen infolge verschiedener Belichtung aufgestellten Gesetze bestätigen lassen und ferner, ob die angewendete Methodik überhaupt solche Ergebnisse gestattet.

Der Einfluß des Lichtes wurde von mir für nur eine Intensität untersucht, für die Tröndle bei verschiedenen Belichtungsdauern deutliche Permeabilitätsänderungen festgestellt hatte. Meine Versuche wurden von Oktober 1925 bis März 1926 und August 1926 bis Juli 1927 ausgeführt; auch Tröndle arbeitete mit *Buxus* vor allem in den Wintermonaten, offenbar aus guten Gründen, die er aber nicht angibt. Wir werden sie alsbald kennen lernen.

Um genaue Ergebnisse zu erzielen, mußte die von Tröndle angegebene Methodik soweit wie möglich verfeinert werden. Das erforderte eine längere Einarbeit, um die anatomischen und physiologischen Eigenheiten des Objektes kennen zu lernen.

1. Die Pflanze.

Unter dem von Tröndle genannten Speziesnamen „*Buxus sempervirens rotundifolia*“ ist eine ganze Reihe von Formen zu finden. Diese unterscheiden sich in Wuchs und anatomischem Aufbau, sind daher für solche Untersuchungen ganz verschieden geeignet. Standort und Alter dürften hierbei eine wesentliche Rolle spielen. Vor allem kam es mir auf die Größe und Anordnung der Palisadenzellen an, deren Grenzplasmolyse bestimmt werden sollte, ferner auf ihre Widerstandsfähigkeit gegenüber den plasmolytischen Lösungen. Blätter mit vielen Reihen kurzer Palisadenzellen haben nicht nur den Nachteil, daß sich solche Zellen schlecht für die Beobachtung der Plasmolyse eignen, sondern zeigen auch bei Plasmolyse in NaCl ebenso wie die Zellen junger Blätter (auch im Winter) oft auffallende Schädigungen (Zerfall der Chloro-

plasten, s. unten). Außerdem heben sich bei Plasmolyse die Protoplasten langgestreckter Palisaden mit großer Regelmäßigkeit zuerst an den Enden der Zellen ab, so daß die Grenzplasmolyse hier ziemlich genau zu erkennen ist, während bei kurzen, gedrungenen Zellen die Abhebung des Protoplasten an einer beliebigen Stelle erfolgt, so daß sie unter Umständen übersehen werden kann.

Auch der Stärkegehalt der *Buxus*-Blätter, der im Frühling zunimmt, im Herbst aber verschwindet (es entsteht dann reichlich Öl), ist für die plasmolytische Untersuchung von Bedeutung. Die Palisadenzellen zeigten nämlich regelmäßig von Beginn des Frühjahrs ab (Mitte März) mit dem Auftreten von Stärke ganz unregelmäßige Plasmolyse und vollständigen Zerfall der Chloroplasten in NaCl- oder KNO_3-Lösungen. Während in Zucker normale Plasmolyse auftritt, dauert diese Salzempfindlichkeit bis in den Herbst; sobald es wieder kalt und die Stärke verschwunden ist, tritt auch diese Störung nicht mehr auf. Annähernd vom selben Zeitpunkt an können diese Schädigungen an sämtlichen *Buxus*- und ebenso den *Hedera*-Blättern verschiedenster Standorte beobachtet werden. Im Juli konnte künstlich durch schwache Belichtung und Abkühlung auf nur wenige Grade C über 0^0 nach etwa einer Woche der Winterzustand der Blätter annähernd erreicht werden. Eine Entstärkung dagegen nur durch längere Verdunkelung ließ sich nicht durchführen, ohne die Zweige zu schädigen. Worauf im Frühjahr und Sommer die erwähnte Salzempfindlichkeit beruht, konnte ich nicht feststellen; jedenfalls scheinen die osmotischen Koeffizienten, soweit sie sich unter diesen Umständen überhaupt einigermaßen bestimmen lassen, im Frühling und Sommer nicht so klein zu sein, daß wir danach von einer stark erhöhten Permeabilität sprechen könnten, obwohl man vorerst diese Schädigungen größeren eingedrungenen Salzmengen zuschreiben möchte. Wir haben es hier also mit einem ausgesprochen verschiedenen Winter- und Sommerzustand der Blätter zu tun, wovon der letztere plasmolytische Messungen unmöglich macht.

Bei stärkerem Frost wurde in fast allen Blättern meiner *Buxus*-Pflanzen das Mesophyll durch ausfrierendes Wasser gesprengt („Frostblasen“, s. Solereder, 1904). Trotz dieser Trennung von Palisaden- und Schwammparenchym konnten hierdurch keine ausgesprochenen Schädigungen nachgewiesen werden.

Obwohl Tröndle über ein derartiges Verhalten seiner *Buxus*-Pflanzen nichts erwähnt, scheint es doch für die Beurteilung seiner, wie meiner Versuche, die beide fast ausschließlich während der Wintermonate durchgeführt worden sind, sehr wesentlich, daß während eines ausgesprochenen Winterzustandes der Versuchspflanzen gearbeitet wurde. Namentlich erscheint es merkwürdig, daß derartige „Reizerscheinungen", wie sie ja Tröndle (s. a. 1916, S. 471) erkannt haben will, auch im Winterzustand der Pflanze und zwar selbst bei tieferen Temperaturen regelmäßig eintreten sollen (1910, S. 192 ff.).

Für meine Untersuchungen habe ich *Buxus*-Zweige mit etwa neun Blättern, die annähernd in einer Ebene lagen, verwendet. Sie wurden einem ungefähr 2 m hohen, in Südlage gewachsenen Strauch entnommen, der mehrere Jahre hindurch nicht zurückgeschnitten worden war. Darauf wurden die Zweige im Laboratorium schnell unter der Wasserleitung abgespült, unter Wasser nochmals abgeschnitten und, etwa 2 cm tief in Erlenmeyer-Kölbchen (100 cm^3) in Leitungswasser eingesetzt, durch etwas Watte oder Draht senkrecht befestigt, wie dies auch Tröndle getan hatte. Die Temperatur im Freien wurde von einem am *Buxus*-Strauch schattig aufgehängten Thermometer abgelesen.

2. Die Versuche.

Zur Bestimmung der Grenzplasmolyse, wozu ich nur die Palisadenzellen heranzog, wurden dünne Querschnitte durch das Blatt mit einem besonders scharfen Rasiermesser aus freier Hand angefertigt. Bei der mikroskopischen Beobachtung störte die in den Interzellularen zwischen den Palisaden vorhandene Luft die genaue Bestimmung des Plasmolysegrades, was Tröndle allerdings nicht auffiel. Da anzunehmen ist, daß diese Luft auch die Diffusion des Plasmolytikums in das Gewebe erschwert, habe ich sie jedesmal unmittelbar vor Anfertigung der Schnitte aus den Blättern entfernt. Hierzu wurde die zu untersuchende Blatthälfte in ein kleines Gläschen in etwas sauberes destilliertes Wasser gebracht und die Luft mit Hilfe einer Gaede-Kapselpumpe oder einer vorher evakuierten 10 l Flasche bis auf wenige cm Druck schnell abgesaugt. Hierauf brachte ich durch Schütteln das Blatt unter das Wasser und ließ sodann wieder Luft zu, wodurch eine nahezu völlige Infiltration der Interzellularen eintrat. Auf diese

Weise wurde das mikroskopische Bild der Schnitte bedeutend verbessert[1]). Nun erst wurden die Schnitte hergestellt und der Reihe nach je zwei in die Zucker- und alsdann in die Salzlösungen steigender Konzentration gelegt. Vom Abschneiden des Blattes bis zum Einlegen des letzten Schnittes in seine Lösung, wovon die Dauer des Verweilens im Plasmolytikum gerechnet wird, vergingen nur wenige Minuten. Da der Aufenthalt der Schnitte in den Salzlösungen immer gleich lange dauern muß, wurden nach Ablauf der vorgeschriebenen Zeit zuerst diese Schnitte untersucht, so daß die Plasmolyse in Zucker um ungefähr 5 Minuten länger dauerte, als unten jeweils angegeben ist. Da nach 15 Minuten die Plasmolyse in Zucker sich nicht mehr ändert, ist ein längerer Aufenthalt der Schnitte in den Zuckerlösungen in keiner Weise von Bedeutung. Wie Tröndle fand auch ich innerhalb der Palisaden eines Blattes überall ziemlich gleiche osmotische Koeffizienten, während diese bei verschiedenen Blättern sehr weit voneinander abweichen können. Ich wandte daher, gleich Tröndle, die Blatthälftenmethode an; d. h. zu Beginn eines Versuches wurde die Spitzenhälfte eines Blattes abgeschnitten und untersucht, während nach der Belichtung oder Verdunkelung die basale Hälfte des gleichen Blattes zur Feststellung der Permeabilitätsänderung herangezogen wurde.

Soweit nichts besonderes angegeben, ist die Methodik hier die gleiche wie bei den Versuchen mit *Rhoeo*. Die von Tröndle gewählten Abstufungen der Konzentrationen erwiesen sich als günstig; sie betrugen bei Rohrzucker **0,075** Mol und bei **NaCl 0,044** Mol. Die benötigten Zuckerkonzentrationen schwankten zwischen 0,9 und 1,3 Mol. Da in allen Palisadenzellen eines Schnittes die Plasmolyse ziemlich gleichmäßig eintritt und sich deren erste Stadien relativ gut beobachten lassen, habe ich für die Bestimmung der Plasmolysegrade nur drei Werte verwendet:

---

1) Beim Evakuieren der Blatthälften konnte ich die Beobachtung machen, daß die Interzellularenluft durch die geöffneten Stomata leichter austritt als durch die Querschnittfläche, durch die das Blatt in Spitze und Basis zerlegt war. Bei geöffneten Spalten genügte eine Einwirkung des Vakuums von nur wenigen Sekunden, um völlige Infiltration bereits makroskopisch festzustellen. Sind die Spalten nicht oder nur wenig geöffnet, so ist es hierzu erforderlich, die Luft mehrmals hintereinander zu evakuieren. Vielleicht kann man aus dieser Tatsache eine Methode zur Bestimmung der Spaltöffnungsweite ableiten. (Auf diese Weise ließ sich auch feststellen, daß bei unserem Objekt im Winter die Spaltöffnungen meist geschlossen sind.)

0: keine Plasmolyse;
x: in allen Palisaden eben sichtbare Plasmolyse (als „Grenzplasmolyse“ angenommen);
∞: stärkere Plasmolyse;
—: nicht untersucht.

Zwischenwerte wie $^{0}/_{x}$ oder $^{x}/_{\infty}$ ließen sich oft nicht vermeiden. Den zeitlichen Verlauf der Plasmolyse gibt uns Tab. 6 und 7 an.

Tabelle 6.

Dauer der Plasmolyse	mol NaCl			Dauer der Plasmolyse	mol NaCl		
Minuten	0,80	0,85	0,90	Minuten	0,80	0,85	0,90
5	0	0	x	5	0	0	x
10	0	0	$^{x}/_{\infty}$	10	0	0	x
15	**0**	$^{0}/_{x}$	$^{x}/_{\infty}$	15	**0**	$^{0}/_{x}$	x
20	0	$^{0}/_{x}$	x	20	—	$^{0}/_{x}$	x
25	0	0	$^{0}/_{x}$	25	—	0	$^{0}/_{x}$

Tabelle 7.

Dauer der Plasmolyse	mol Rohrzucker			Dauer der Plasmolyse	mol Rohrzucker		
Minuten	1,050	1,125	1,200	Minuten	1,050	1,125	1,200
5	$^{0}/_{x}$	x	$^{x}/_{\infty}$	5	0	$^{0}/_{x}$	x
10	$^{0}/_{x}$	$^{x}/_{\infty}$	$^{x}/_{\infty}$	10	**0**	$^{0}/_{x}$	$^{x}/_{\infty}$
20	$^{0}/_{x}$	$^{x}/_{\infty}$	$^{x}/_{\infty}$	15	0	$^{0}/_{x}$	$^{x}/_{\infty}$
30	$^{0}/_{x}$	$^{x}/_{\infty}$	$^{x}/_{\infty}$	30	0	$^{0}/_{x}$	$^{x}/_{\infty}$
40	$^{0}/_{x}$	$^{x}/_{\infty}$	$^{x}/_{\infty}$				

Aus derartigen Versuchen können wir entnehmen, daß das Plasmolysemaximum durch die Zucker- und NaCl-Lösungen in gleicher Weise bereits nach 15 Minuten erreicht wird; in dieser Hinsicht ist also unser Versuchsobjekt recht günstig. Im Gegensatz zu Tröndle (35 Minuten) stellte ich daher bereits nach dieser Zeit den Plasmolysegrad fest, um die Untersuchungsdauer möglichst zu verkürzen und damit Einwirkungen von Außenfaktoren während dieser Zeit möglichst auszuschalten. Wenn auch im Verlaufe von 35 Minuten mehr Salz permeieren dürfte, und sich infolgedessen die Durchlässigkeitsunterschiede zwischen verdunkelten und belichteten Zellen noch stärker hervorheben würden, schienen mir doch die Vorteile meines Verfahrens hinreichend groß, um in dieser Hinsicht von Tröndle abzuweichen.

Die Belichtung der Zweige wurde genau so ausgeführt, wie von Tröndle angegeben. Eine 32kerzige mattierte Osramdrahtlampe (110 V) wurde wagerecht befestigt und axial dazu der Zweig, mit den Blattoberseiten nach der Lampe, aufgestellt. Der Abstand wurde von der vorderen Glaswand der Lampe an gemessen; er beträgt bei meinen Versuchen durchweg **10 cm.** Die Lichtstärke wurde von Tröndle in axialer Richtung zu 30 MK angenommen, was jedoch nicht zutrifft[1]), so daß seine Angaben etwa um die Hälfte höher sind als die richtigen Werte. Mit einem Universal-Tubusphotometer (Schmidt & Haensch, Berlin) bestimmte ich für den angegebenen Abstand (10 cm) die Intensität auf ungefähr[2]) 2140 MK (bei 50 cm 90 MK). Die Temperaturerhöhung der Luft (die der Blätter konnte nicht gemessen werden) betrug im Schatten unmittelbar am Versuchszweig infolge der Belichtung etwa 2—3° C; sie ist in den Protokollen angegeben.

Obwohl Tröndle den von ihm gefundenen „Stimmungsänderungen" (mit denen er gewisse Unregelmäßigkeiten in den Reaktionen der Blattzellen zu erklären sucht) große Bedeutung beimißt, finden wir diese von ihm merkwürdigerweise nur bei einer einzigen Versuchsserie (in der von mir nachgeprüften) berücksichtigt, für welche die Blätter durch ungefähr 24-stündige Vorverdunkelung gleichmäßig gestimmt worden waren. Obwohl mir diese Zeit noch etwas kurz zu sein schien, mußte ich mich doch darauf beschränken, alle untersuchten *Buxus*-Zweige genau so lange zu verdunkeln, da eine Verlängerung dieser Zeit bereits Schädigungen der in Wasser gestellten abgeschnittenen Zweige hervorrief.

Als Muster für die weiter unten nur auszugsweise wiedergegebenen Versuche möge Tabelle 8 dienen. Beide hierfür verwendeten Blätter stammen danach von einem Zweigstück, das vorher 33 Stunden lang verdunkelt worden war. Das eine Blatt zeigt bei 7 Minuten langer Belichtung eine Änderung der osmotischen Koeffizienten von (Di =) + 0,037, das andere bei 16 Minuten Belichtung — 0,040.

In den folgenden Tabellen (9—10, 12—16[3])) habe ich der

---

1) Siehe auch Sierp, Biol. Centralbl. **38**, 1918, 242.

2) Eine genaue Bestimmung ist bei dem benutzten inkonstanten Wechselstrom zwecklos.

3) Tab. 10, 12, 13, 14 konnten wegen Raummangels nur wesentlich gekürzt wiedergegeben werden.

Kürze halber die Angaben der einzelnen Plasmolysegrade weggelassen. Untersuchung „I“ erfolgte stets bei Beginn des Versuches, Untersuchung „II“ an dessen Ende.

Tabelle 8.

Versuch Nr.	152 I	153 I	152 II	153 II
1927. Datum	25. I.	25. I.	25. I.	25. I.
Zeit	18^{27}	18^{41}	19^{20}	19^{29}
Zweig[1])	VIII	VIII	VIII	VIII
Blatt Nr., Blatthälfte[2])	1 r. S	2 r. S	1 r. B	2 r. B
Temperatur[3])	17,6	17,6	19,6	19,8
Beleuchtet von			19^{07}	19^{07}
Beleuchtet bis	du[4])	du	19^{14}	19^{28}
Rohrzucker 1,025	0	0	0	0
Rohrzucker 1,100	0/x	x	0/x	0/x
Rohrzucker 1,175	x	x/∞	x/∞	x/∞
Rohrzucker 1,250	x/∞	x/∞	x/∞	x/∞
Kochsalz 0,868	0	0	0	0
Kochsalz 0,912	0/x	x	0	0/x
Kochsalz 0,956	0/x	x	0/x	x/∞
Kochsalz 1,000	x	x/∞	x	x/∞
Grenzkonzentration Zucker	1,175	1,100	1,138	1,138
Grenzkonzentration NaCl	1,000	0,934	1,000	0,934
i′	1,175	1,178	1,138	1,218
Di			+ 0,037	— 0,040
Belichtet, Min.			7	16
Vorverdunkelt Stdn.			33	33
Temperaturerhöhung			2,0	2,2
Zweig abgeschnitten	24. I., 9^{15}, 1^{0} C, hell (Schnee).			

Da für die Versuche von Tab. 9 und 10 eine ältere Lampe von allerdings annähernd gleicher Lichtstärke verwendet wurde wie für die folgenden, wurden ihre Ergebnisse in Tabelle 11 gesondert zusammengestellt. Alle Messungen sind in Tabelle 11, 17, 18 nach der Dauer der Belichtung geordnet.

1) Beliebige Bezeichnung, um zu zeigen, ob es sich bei Parallelversuchen um denselben Zweig handelt — wie hier — oder nicht.

2) S = Spitze, B = basale Hälfte.

3) beim Abschneiden des Blattes.

4) du = verdunkelt.

Tabelle 9.

Versuch Nr.	115 I	115 II	116 I	117 I	116 II	117 II	118 I	119 I	118 II	119 II
1926. Datum	26. X.	26. X.	26. X.	26. X.	26. X.	26. X.	27. X.	27. X.	27. X.	27. X.
Zeit	10^{07}	10^{36}	12^{08}	12^{12}	12^{41}	12^{50}	11^{10}	11^{26}	12^{05}	12^{18}
Zweig Nr.	I	I	II	II	II	II	III	III	III	III
Blatt Nr. / Blatthälfte	a. S	a. B	a. S	b. S	a. B	b. B	l. S	r. S	l. B	r. B
Temperatur °C	18,5	21,3	17	17	21,3	21,4	18	18	20,5	20,6
Beleuchtet von	du	10^{12}	du	du	12^{13}	12^{13}	du	du	11^{36}	11^{36}
Beleuchtet bis		10^{36}			12^{41}	12^{50}			11^{59}	12^{12}
Grenzkonzentration:										
Mol Zucker	1,063	1,025	1,100	1,175	1,175	1,100	1,025	1,100	1,100	1,025
Mol NaCl	0,868	0,868	0,912	0,868	0,912	0,890	0,824	0,868	0,868	0,846
i′	1,225	1,181	1,206	1,353	1,288	1,236	1,244	1,267	1,267	1,212
Di		+ 0,044			− 0,082	+ 0,117			− 0,023	+ 0,055
Belichtet, Min.		24			28	37			23	36
Vorverdunkelt, Std.		25			27	27			50	50
Temperatur-Erhöhung °C		2,8			4,3	4,4			2,5	2,6
Zweig abgeschnitten	Desgl.		25. X., 9^{00}, 5°, Himmel bedeckt				Desgl.			

Tabelle

Versuch Nr.	120 I	121 I	120 II	121 II
1926. Datum	28. X.	28. X.	28. X.	28. X.
Grenzkonzentration Zucker	1,100	1,063	1,025	0,988
Grenzkonzentration NaCl	0,824	0,802	0,846	0,824
i′	1,335	1,325	1,212	1,199
Di			**+ 0,123**	**+ 0,126**
Belichtet (Minuten)			**25**	**35**
Vorverdunkelt (Stunden)			30	31
Temperatur-Erhöhung °C			4,3	3,3

Tabelle 11.

Versuch Nr.	Vorverdunkelt Stunden	Beleuchtet Minuten	— Di	+ Di
123	22	20	0,043	
118	50	23	0,023	
115	25	24		0,044
120	30	25		0,123
116	27	28	0,082	

Tabelle 11 (Fortsetzung).

Versuch Nr.	Vorverdunkelt Stunden	Beleuchtet Minuten	— Di	+ Di
124	22	34	0,078	
121	31	35		0,126
119	50	36		0,055
117	27	37		0,117
126	23	73	0,042	

10.

123 I	124 I	126 I	123 II	124 II	126 II
29. X.	29. X.	29. X.	29. X.	29. X.	29. X.
1,137	1,063	1,063	1,063	1,100	1,100
0,912	0,846	0,868	0,824	0,824	0,868
1,247	1,257	1,225	1,290	1,335	1,267
			— 0,043	**— 0,078**	**— 0,042**
			20	**34**	**73**
			22	22	23
			2,9	3,0	3,1

Tabelle

Versuch Nr.	128 I	128 II	129 I	129 II
1926. Datum	11. XI.	11. XI.	19. XI.	19. XI.
Grenzkonzentration Zucker	1,175	1,212	0,987	1,063
Grenzkonzentration NaCl	0,956	0,934	0,868	0,802
i′	1,229	1,298	1,137	1,325
Di		**— 0,069**		**— 0,188**
Belichtet (Minuten)		**34**		**34**
Vorverdunkelt (Stunden)		18		26
Temperatur-Erhöhung ° C		2,6		2,0

Tabelle

Versuch Nr.	138 I	139 I	138 II	139 II
1926. Datum	25. XI.	25. XI.	25. XI.	25. XI.
Grenzkonzentration Zucker	1,100	0,987	1,063	1,063
Grenzkonzentration NaCl	0,846	0,868	0,890	0,868
i′	1,300	1,137	1,194	1,225
Di			**+ 0,106**	**— 0,088**
Belichtet (Minuten)			**8**	**20**
Vorverdunkelt (Stunden)			46	46
Temperatur-Erhöhung ° C			1,6	2,5

Tabelle

Versuch Nr.	145 I	145 II	147 I	148 I
Datum	16. XII. 26	16. XII. 26	17. XII. 26	17. XII. 26
Grenzkonzentration Zucker	1,138	1,100	1,175	1,100
Grenzkonzentration NaCl	0,956	0,956	0,956	0,868
i′	1,190	1,151	1,229	1,267
Di		**+ 0,039**		
Belichtet (Minuten)		**6**		
Vorverdunkelt (Stunden)		22		
Temperatur-Erhöhung ° C		1,3		

12.

130 I	130 II	134 I	135 I	134 II	135 II
19. XI.	19. XI.	22. XI.	22. XI.	22. XI.	22. XI.
1,025	1,025	1,025	1,025	1,025	1,100
0,868	0,890	0,912	0,868	0,912	0,890
1,181	1,152	1,124	1,181	1,124	1,236
	+ 0,029			0	— 0,055
	57			10	22
	33			29	29
	3,0			2,3	2,6

13.

140 I	141 I	142 I	143 I	140 II	141 II	142 II	143 II
15. XII.	15. XII.	15. XII.	15. XII.	15. XII.	15. XII.	15. XII.	15. XII.
1,063	1,138	1,138	1,100	1,100	1,100	1,175	1,100
0,868	0,956	0,912	0,912	0,956	0,956	0,956	0,912
1,225	1,190	1,248	1,206	1,151	1,151	1,229	1,206
				+ 0,074	+ 0,039	+ 0,019	± 0
				5	15	45	55
				21	22	23	23
				1,3	1,5	1,4	1,5

14.

147 II	148 II	152 I	153 I	152 II	153 II
17. XII. 26	17. XII. 26	25. I. 27	25. I. 27	25. I. 27	25. I. 27
1,175	1,175	1,175	1,100	1,138	1,138
0,956	0,912	1,000	0,934	1,000	0,934
1,229	1,288	1,175	1,178	1,138	1,218
± 0	— 0,021			+ 0,037	— 0,040
7	18			7	16
39	39			33	33
1,0	1,0			2,0	2,2

Tabelle

Versuch Nr.	176 I	177 I	178 I	179 I	176 II	177 II	178 II	179 II
1927. Datum	3. III.	3. III.	3. III.	3. III.	3. III.	3. III.	3. III.	3. III.
Zeit	9^{45}	9^{57}	10^{30}	10^{41}	11^{16}	11^{26}	11^{57}	12^{07}
Zweig Nr.	II	II	II	II	II	II	II	II
Blatt Nr. / Blatthälfte	1 r. S	1 l. S	2 r. S	2 l. S	1 r. B	1 l. B	2 r. B	2 l. B
Temperatur °C	18,5	18,5	18,5	18,5	20,4	20,8	20,7	20,8
Belichtet von	du	du	du	du	11^{06}	11^{06}	11^{06}	11^{06}
Belichtet bis					11^{10}	11^{21}	11^{50}	12^{01}
Grenzkonzentration:								
Zucker	1,100	1,063	1,025	1,100	1,100	1,100	1,100	1,100
NaCl	0,868	0,846	0,868	0,912	0,890	0,912	0,868	0,868
i′	1,267	1,257	1,181	1,206	1,236	1,206	1,267	1,267
Di					**+ 0,031**	**+ 0,051**	**− 0,086**	**− 0,061**
Belichtet, Min.					**4**	**15**	**44**	**55**
Vorverdunkelt, Std.					47	47	48	48
Temperatur-Erhöhung °C					1,9	2,3	2,2	2,3
Zweig abgeschnitten	1. III. 27., 10^{45}, 11°, Himmel bedeckt.							

Tabelle 16.

Versuch Nr.	184 I	185 I	186 I	187 I	184 II	185 II	186 II	187 II
1927. Datum	8 III.	8. III.	8. III.	8. III.	8. III.	8. III.	8. III.	8. III.
Zeit	15^{47}	15^{59}	17^{08}	17^{18}	17^{57}	18^{06}	18^{45}	18^{55}
Zweig Nr.	V	V	V	V	V	V	V	V
Blatt Nr. / Blatthälfte	1 l. S	1 r. S	2 l. S	2 r. S	1 l. B	1 r. B	2 l. B	2 r. B
Temperatur °C	17,5	17,5	17,5	17,5	19,8	20,2	20,6	20,8
Belichtet von	du	du	du	du	17^{44}	17^{44}	17^{44}	17^{44}
Belichtet bis					17^{50}	17^{58}	18^{35}	18^{47}
Grenzkonzentration:								
Zucker	1,100	1,063	1,063	1,025	1,063	1,063	1,025	1,025
NaCl	0,846	0,868	0,824	0,824	0,846	0,868	0,846	0,868
i′	1,300	1,225	1,290	1,244	1,257	1,225	1,212	1,181
Di					**+ 0,043**	**± 0**	**+ 0,078**	**+ 0,063**
Belichtet, Min.					**6**	**14**	**51**	**63**
Vorverdunkelt, Std.					28	28	29	29
Temperatur-Erhöhung °C					2,3	2,7	3,1	3,3
Zweig abgeschnitten	7. III., 12^{00}, 8°, Himmel bedeckt.							

15.

180 I	181 I	182 I	183 I	180 II	181 II	182 II	183 II
4. III. 9^{55} A	4. III. 10^{06} A	4. III. 10^{41} A	4. III. 10^{51} A	4. III. 11^{29} A	4. III. 11^{40} A	4. III. 12^{07} A	4. III. 12^{18} A
1 r. S	1 l. S	2 r. S	2 l. S	1 r. B	1 l. B	2 r. B	2 l. B
18,5 du	18,5 du	18,5 du	18,5 du	20,0 11^{15} 11^{20}	20,0 11^{15} 11^{32}	20,2 11^{15} 12^{00}	20,6 11^{15} 12^{11}
1,063	1,025	1,063	1,025	1,063	0,988	1,025	1,063
0,890	0,824	0,890	0,846	0,912	0,846	0,868	0,868
1,194	1,244	1,194	1,212	1,166	1,168	1,181	1,225
				+ 0,028	**+ 0,076**	**+ 0,013**	**− 0,013**
				5	**17**	**45**	**56**
				48	48	49	49
				1,5	1,5	1,7	2,1

2. III. 27., 10^{00}, 10^{0}, Himmel bedeckt.

Tabelle 17.

Vers. Nr.	Di −	Di +	Bel. Min.	Verd. Std.
176		0,031	4	47
140		0,074	5	21
180		0,028	5	48
184		0,043	6	28
145		0,039	6	22
147	0	0	7	39
152		0,037	7	33
138		**0,106**	8	46
134	0	0	10	29
185	0	0	14	28
141		0,039	15	22
177		0,051	15	47
153	0,040		16	33
181		0,076	17	48
148	0,021		18	39
139	0,088		20	46
135	0,055		22	29

Tabelle 18.

Vers. Nr.	Di −	Di +	Bel. Min.	Verd. Std.
128	0,069		34	18
129	**0,188**		34	26
178	0,086		44	48
142		0,019	45	23
182		0,013	45	49
186		0,078	51	29
143	0	0	55	23
179	0,061		55	48
183	0,013		56	49
130		0,029	57	33
187		0,063	63	29

3. Meine Ergebnisse und deren Vergleichung mit Tröndles Resultaten.

Betrachten wir zunächst die Größe der von mir gefundenen Reaktionen, so ergibt sich, daß nur etwa $^1/_8$ aller Ausschläge, anscheinend regellos, die festgestellte Fehlergrenze von $\pm$ 0,090 übertreffen, d. h. also größer als 0,090 sind. Dieser Teil entspricht ungefähr der Anzahl der scheinbar regellos auch bei dieser Pflanze auftretenden besonders hohen oder niedrigen osmotischen Koeffizienten. Wenn auch bereits diese Tatsachen klare positive Ergebnisse meiner Versuche fast gänzlich ausschließen, so will ich doch aus den ziemlich stark voneinander abweichenden Permeabilitätsänderungen bei fast gleicher Belichtung Mittelwerte berechnen, um eine bessere Übersicht zu geben, da die Einzelwerte in keiner Weise irgendwelche Gesetzmäßigkeiten erkennen lassen. Derartige Durchschnittswerte zeigt uns Tab. 19, in der die Versuche in Gruppen zusammengezogen worden sind. Aus den einzelnen Abweichungen der Einzelwerte vom Durchschnitt ist auch wiederum der mittlere Fehler berechnet. Die so erhaltenen Ergebnisse mit den hohen Fehlern liefern zwar eine Kurve (Fig. 3, – – –); wie weit diese jedoch vom Zufall abhängen kann, lehrt ein Blick auf die angegebenen Fehler und auf die einzelnen Versuchsresultate.

Tabelle 19.

Anzahl der Versuche	Belichtungszeiten zwischen Minuten	Durchschnittliche Permeabilitätsänderungen Di	Mittlerer Fehler m	Nach
9	1—10	+ 0,040	$\pm$ 0,011	Tab. 17
8	11—22	— 0,005	$\pm$ 0,020	
5	34—45	— 0,062	$\pm$ 0,038	Tab. 18
6	50—63	+ 0,016	$\pm$ 0,021	
5	20—30	+ 0,004	—	Tab. 11
4	30—40	+ 0,055	$\pm$ 0,062	

Die von mir festgestellte Fehlergrenze von $\pm$ 0,090 Di bezw. $\pm$ 32,5 % μ gilt nun in vollem Maße auch für die Ergebnisse Tröndles. Auch die Mehrzahl seiner Resultate ist kleiner als dieser mögliche Fehler, der bei seinen Versuchen sicher noch größer

ist. Da andererseits auch bei ihm die Ergebnisse ganz gleichartiger Versuche sehr stark voneinander abweichen, schreibt er (1910, S. 186): „Um die individuellen Verschiedenheiten einigermaßen zu kompensieren, war es natürlich nötig, immer mehrere Blätter unter den gleichen Versuchsbedingungen zu untersuchen, und als für den betr. Versuch gültigen Reaktionswert das Mittel der Einzelreaktionen zu nehmen, eine Methode, die ja in der Physiologie nicht zu umgehen ist.“ Ganz abgesehen davon, daß Tröndle erst aus den für μ gewonnenen Durchschnittswerten die prozentuale Änderung berechnet, was m. E. unzulässig ist, da aus den einzelnen Permeabilitätsänderungen (in % μ) das Mittel gezogen werden müßte, darf eine derartige Rechenweise nur dann

Tabelle 20.

Versuch Nr. (Tröndle)	Einzelversuch		Durchschnitte nach Tröndle % μ	
	Blatt	Permeabilitätsänderungen		
		% μ		Abstand der Blätter von der Lampe: **50 cm** [1]
11	1			
	2			
	3	[2]	+ 62 %	
	4			
15 b	1	+ 106		
	2	+ 2	+ 32 %	+ 88 %
	3	+ 17		
		($\mu_1 = 0$, $\mu_2 = 0{,}11$)		
16 a	1	+ ∞		
	2	+ 49	+ 170 %	
	3	+ 154		
12	1—4	[2]	— 18 %	Abstand der Blätter von der Lampe: **35 cm** [1]
15 a	1	+ 64		
	2	+ 23	+ 3,5 %	+ 1,5 %
	3	— 76		
14 b	1			
	2	[2]	+ 18 %	
	3	+ 15		

1) Dauer 24 Stunden, Abstand des Zweiges von der Lampe in cm.

2) Einzelangaben zwecklos, da zu diesem Versuch verschiedene Blätter, statt entsprechender Blatthälften, verwendet wurden.

Tabelle 21.

Versuch Nr.	Blatt Nr.	μ_1	μ_2	Änderung %	Mittelwert %	Abweichung vom Mittelwert	Mittlerer Fehler m
13	1	0,271	0,259	— 4,4		+ 5,9	
	2	0,253	0,212	— 16,2	— 10,3	— 5,9	± 5,9
	3	[1])					
14a	1	0,289	0,259	— 10,4		+ 6,1	
	2	0,289	0,236	— 18,3	— 16,5	— 1,8	± 3,1
	3	0,283	0,224	— 20,8		— 4,3	
		Für alle 6 Versuche (Entfernung 10 cm)			— 14		± 2,5
12		[1])			— 8,2 [2])		
15a	1	0,200	0,230	+ 15		+ 20,7	
	2	0,200	0,200	± 0	— 5,7	+ 5,7	± 13 8
	3	0,200	0,136	— 32		— 26,3	
14b	1	0,306	0,283	— 7,5		— 2,8	
	2	0,318	0,318	± 0	— 4,7	+ 4,7	± 2,4
	3	0,271	0,253	— 6,6		— 1,9	
		Für alle 6 Versuche (Entfernung 35 cm)			— 5,2		± 6,3
11		[1])			+ 26 [2])		
15b	1	0,200	0,271	+ 36		+ 21,4	
	2	0,224	0,236	+ 5,3	+ 14,6	— 9,3	± 10,7
	3	0,236	0,242	+ 2,5		— 12,1	
16a	1	0,165	0,247	+ 49,8		+ 21,8	
	2	0,236	0,265	+ 12,2	+ 28	— 15,8	± 11,3
	3	0,212	0,259	+ 22,0		— 6,0	
		Für alle 6 Versuche (Entfernung 50 cm)			+ 21,3		± 7,0
16b	1	0,189	0,247	+ 31		+ 10,7	
	2	0,271	0,271	± 0	+ 20,3	— 20,3	± 10,2
	3	0,200	0,259	+ 30		+ 9,7	
17a	1	0,218	0,277	+ 27		+ 13,0	
	2	0,236	0,259	+ 10	+ 14,0	— 4,0	± 6,7
	3	0,224	0,236	+ 5		— 9,0	
		Für alle 6 Versuche (Entfernung 60 cm)			+ 18,8		± 5,4
17b	1	0,236	0,224	— 5		— 4,5	
	2	0,236	0,206	— 12,7	— 0,5	— 12,2	± 8,7
	3	0,212	0,247	+ 16,3		+ 16,8	
		(Entfernung 90 cm)					
10		[1]) (Entfernung ∞)			— 20,0 [2])		

1) Einzelangaben zwecklos, da zu diesem Versuch verschiedene Blätter statt entsprechender Blatthälften verwendet wurden.

2) Nach Tröndles Angabe.

Tabelle 22.

Versuch Nr.	Blatt Nr.	μ_1	μ_2	Änderung %	Mittelwert %	Abweichung vom Mittelwert	Mittlerer Fehler m
24a	1—6			6 × ± 0	0	0	0
24b	1—5			5 × ± 0		5 × — 0,6	± 0,6
	6	0,200	0,207	+ 3,5	+ 0,6	+ 2,9	
24c	1—4			4 × ± 0		4 × — 4,9	
	5	0,172	0,200	+ 16	+ 4,9	+ 11,1	± 3,1
	6	0,182	0,207	+ 13,6		+ 8,7	
24d	1—2			2 × ± 0		2 × — 7,0	
	3	0,096	0,100	+ 4,1		— 2,9	
	4	0,172	0,177	+ 2,9	+ 7,0	— 4,1	± 5,2
	5	0,156	0,207	+ 32,8		+ 25,8	
	6	0,207	0 212	+ 2,3		— 4,7	
24e	1	0,200	0,200	± 0		— 14,4	
	2	0,172	0,230	+ 33,7		+ 19,3	
	3	0,207	0,230	+ 11,1	+ 14,4	— 3,3	± 5,1
	4	0,200	0,236	+ 18,0		+ 3,6	
	5	0,177	0,182	+ 2,8		— 11,6	
	6	0,172	0,207	+ 20,8		+ 6,4	
24f	1	0,182	0,211	+ 16,0		— 0,8	
	2	0,156	0,161	+ 3,1		— 13,7	
	3	0,182	0,243	+ 33,6	+ 16,8	+ 16,8	± 4,0
	4	0,177	0,207	+ 16,9		+ 0,1	
	5	0,182	0,207	+ 13,8		— 3,0	
	6	0,151	0,177	+ 17,1		+ 0,3	
24g	1—5			5 × ± 0		5 × — 3,3	
	6	0,156	0,187	+ 20	+ 3,3	+ 16,7	± 3,3
24h	1—6			6 × ± 0	± 0	6 × ± 0	± 0
24i	1	0,177	0,177	± 0		+ 1,8	
	2	0,182	0,177	— 2,7		— 0,9	
	3	0,177	0,172	— 2,8	— 1,8	— 1,0	± 0,6
	4	0,195	0,195	± 0		+ 1,8	
	5	0,200	0,195	— 2,5		— 0,7	
	6	0,177	0,172	— 2,8		— 1,0	

Tabelle 22 (Fortsetzung).

Versuch Nr.	Blatt Nr.	μ_1	μ_2	Änderung %	Mittelwert %	Abweichung vom Mittelwert	Mittlerer Fehler m
24 k	1	0,193	0,161	— 16,6		— 12,3	
	2	0,129	0,129	± 0		+ 4,3	
	3	0,129	0,133	+ 3,1	— 4,3	+ 7,4	± 3,6
	4	0,148	0,151	+ 2,0		+ 6,3	
	5	0,207	0,177	— 14,5		— 10,2	
	6	0,124	0,124	± 0		+ 4,3	
24 l	1	0,182	0,177	— 2,7		+ 5,5	
	2	0,207	0,177	— 14,5		— 6,3	
	3	0,172	0,172	± 0	— 8,2	+ 8,2	± 3,3
	4	0,251	0,207	— 17,5		— 9,3	
	5	0,177	0,151	— 14,6		— 6,4	
	6	0,151	0,151	± 0		+ 8,2	
24 m	1	0,161	0,156	— 3,0		+ 11,6	
	2	0,161	0,096	— 40,4		— 25,8	
	3	0,129	0,096	— 25,6	— 14,6	— 11,0	± 6,3
	4	0,182	0,161	— 11,5		+ 3,1	
	5	0,182	0,182	± 0		+ 14,6	
	6	0,223	0,207	— 7,1		+ 7,5	
24 n	1	0,153	0,153	± 0		+ 20,1	
	2	0,165	0,100	— 39,4		— 19,3	
	3	0,165	0,112	— 32,0	— 20,1	— 11,9	± 6,5
	4	0,187	0,182	— 2,6		+ 17,5	
	5	0,177	0,143	— 19,2		+ 0,9	
	6	0,207	0,151	— 27,1		— 7,0	

angewendet werden, wenn man sich über die Genauigkeit des schließlich erhaltenen Wertes im klaren ist. Dies scheint jedoch bei Tröndle nicht der Fall gewesen zu sein. Aus einigen seiner Einzelversuche (1918, S. 190), bei denen er schließlich Permeabilitätsänderungen von + 88 % bezw. + 1,5 % als Durchschnitte erhält, habe ich die Einzelreaktionen und die von Tröndle gezogenen Mittelwerte mit den von ihm für diese Werte nochmals angegebenen Durchschnitten zusammengestellt (Tab. 20). Hieraus läßt sich ersehen, wie weit unter Umständen die gefundenen Werte von den nachher berechneten abweichen. Um dies für eine größere Anzahl von Versuchen übersehen zu können, habe ich bei zwei Versuchsserien Tröndles (1910, Serie I, S. 189 ver-

schiedene Lichtintensitäten bei gleicher Belichtungsdauer und Serie II, S. 195 ff. Versuch 24 a-n, 10 cm Abstand von der Lampe und wechselnde Belichtungszeit) die von ihm nicht angegebenen Permeabilitätsänderungen der Einzelversuche und die mittleren Fehler der Durchschnittswerte aus den von ihm mitgeteilten Grenzkonzentrationen berechnet. Die gefundenen Werte gibt Tab. 21 und 22 wieder. Wenn wir den mittleren Fehler zu den

Tabelle 23.

Versuch Nr.	Belichtung	Permeabilitätsänderung in %		Mittlerer Fehler ±	Mittlere Permeabilitätsänderung in %	
		nach Tröndle	Durchschnitt der Einzelwerte		Maximum	Minimum
13, 14a	10 cm [1]	— 14,5	— 14,0	2,5	— 11,5	— 16,5
15a, 14b	35 „	— 6,0	— 5,2	6,3	+ 1,1	— 11,5
15b, 16a	50 „	+ 22	+ 21,3	7,0	+ 28,3	+ 14,3
16b, 17a	60 „	+ 16	+ 18,8	5,4	+ 24,2	+ 13,4
17b	90 „	± 0	— 0,5	8,7	+ 8,2	— 9,2
10	∞ „ (dunkel)	— 20	[3]			
	[2]					
24a	7,5 Min.	± 0	± 0	0	0	0
b	11 „	+ 0,5	+ 0,6	0,6	+ 1,2	0
c	13 „	+ 4,5	+ 4,9	3,1	+ 8,0	+ 1,8
d	15 „	+ 7,0	+ 7,0	5,2	+ 12,2	+ 1,8
e	20 „	+ 14,0	+ 14,4	5,1	+ 19,5	+ 9,3
f	22 „	+ 17,5	+ 16,8	4,0	+ 20,8	+ 12,8
g	30 „	+ 3,5	+ 3,3	3,3	+ 6,6	0
h	1 Std.	± 0	± 0	0	0	0
i	1½ „	— 1,5	— 1,8	0,6	— 1,2	— 2,4
k	2 Stdn.	— 6,5	— 4,3	3,6	— 0,7	— 7,9
l	3 „	— 9,5	— 8,2	3,3	— 4,9	— 11,5
m	4 „	— 14	— 14,6	6,3	— 8,3	— 20,9
n	24 „	— 20	— 20,1	6,5	— 13,6	— 26,6

1) Dauerbelichtung 24 Stunden; Abstand des Zweiges von der Lampe.

2) Abstand von der Lampe 10 cm.

3) Einzelangaben zwecklos, da zu diesem Versuch verschiedene Blätter statt entsprechender Blatthälften verwendet wurden.

Mittelwerten addieren bezw. von diesen subtrahieren, erhalten wir die in Tab. 23 zusammengestellten Maximal- und Minimalwerte, wobei wir oft eine Überschneidung dieser Zahlen bei benachbarten Versuchen feststellen können. Hieraus zeigt sich, daß Tröndles Ergebnisse längst nicht die Genauigkeit besitzen, die er ihnen beimißt. Drücke ich seine Ergebnisse (Versuch 24a bis i) als Unterschiede der osmotischen Koeffizienten aus (Di), so erhalten

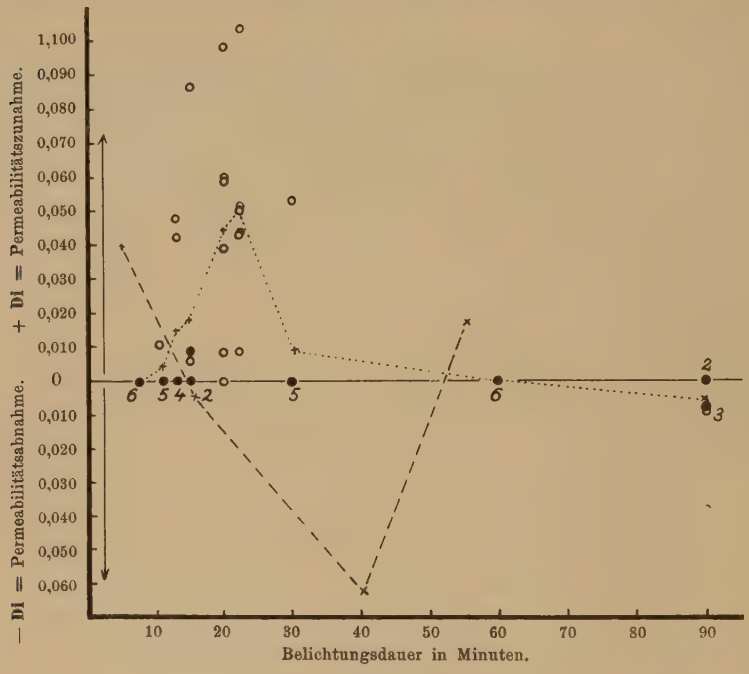

Fig. 3.

○ = Einzelwerte; • = mehrere gleiche Einzelwerte (Anzahl); × = Mittelwerte. Die Einzelwerte beziehen sich auf die Kurve ····· (Tröndle, 1910, Versuch 24a—i). Kurve — — — nach meiner Tab. 19.

wir die in Fig. 3 angegebenen Einzelwerte und aus den Durchschnitten die eingezeichnete Kurve (·····). Die nach der verfeinerten Methode gefundenen entsprechenden Werte meiner Versuche gibt die ebenfalls mit eingezeichnete, aber — wenn man sie überhaupt mit Tröndles Ergebnissen vergleichen will — annähernd entgegengesetzt verlaufende zweite Kurve (– – –) an. Der Übersichtlichkeit halber sind hierfür die ebenfalls stark voneinander abweichenden Einzelwerte nicht mit eingezeichnet.

Die Umrechnungen, die Tröndle in seiner Arbeit von 1918 vorgenommen hat, ändern an den von mir festgestellten wesentlichen Tatsachen so gut wie nichts, so daß ich hierauf nicht näher einzugehen brauche. Auch eine Reihe von weniger wichtigen Einwänden, die gegen Tröndles Methodik (der Arbeit 1910) zu erheben sind, hier anzuführen erscheint überflüssig, da wir ja gesehen haben, daß die ganzen Ergebnisse Tröndles sehr in Frage gestellt sind.

Die Frage, ob überhaupt Permeabilitätsänderungen in Blättern unter dem Einfluß des Lichtes auftreten und wie groß diese sind, ist somit bis jetzt noch nicht befriedigend gelöst. Jedenfalls müssen wir die bisher als feststehende Tatsachen angenommenen Ergebnisse Tröndles wegen ihrer geringen Genauigkeit ablehnen.

Abschnitt V.

Schlußwort.

Infolge dieser negativen Befunde erübrigt es sich, auf die Einwände näher einzugehen, die sich gegen die plasmolytische Methode als solche erheben lassen. Eine der wesentlichsten Fragen ist hier ja, ob und wie weit überhaupt die festgestellten Veränderungen der osmotischen Koeffizienten auf Permeabilität beruhen. Aber auch die bei unseren Objekten unvermeidliche Verwundung und die Möglichkeit einer Anatonose unter dem Einflusse des Salzes, wie sie ja Iljin (1923, 1924), allerdings erst nach mehreren Stunden und zwar in stärkehaltigen Zellen, beobachtet hat, geben zu Bedenken Anlaß. Ferner kann sich der Zusammenhalt zwischen Membran und Plasma vielleicht unter verschiedenen Außenbedingungen ändern, so daß uns unter Umständen in bestimmten Schnitten ein höherer osmotischer Wert vorgetäuscht wird.

Wollte man auf plasmolytischem Wege genauere Werte erzielen, als sie bisher erreicht worden sind, so müßte man von einer wesentlich größeren Anzahl von Versuchen ausgehen. Nur Massenversuche, von denen man allerdings nicht weiß, ob sie die aufgewandte Mühe lohnen würden, könnten hier möglicherweise ein genaueres Bild ergeben.

Abschnitt VI.

Zusammenfassung.

1. An Epidermiszellen von *Rhoeo discolor* und Palisadenzellen von *Buxus sempervirens* habe ich untersucht, ob und mit welcher Genauigkeit sich Permeabilitätsänderungen für KNO_3 bezw. NaCl unter dem Einflusse des Lichtes nach der von Lepeschkin und Tröndle angewandten Methode der osmotischen Koeffizienten nachweisen lassen, wozu jedoch diese nach Möglichkeit verfeinert wurde.

2. Da Lepeschkin und Tröndle über die Zuverlässigkeit ihrer Ergebnisse keine genügenden Angaben machen, mußten vor allem die Fehlergrenzen einer derartigen Methode bestimmt werden. Diese erwiesen sich als sehr hoch, ja sogar so hoch, daß die von Tröndle wie die von mir erhaltenen Versuchsausschläge zum großen Teil kleiner sind als die möglichen Fehler.

3. Sieht man von den hohen Fehlergrenzen der Methode ab, was ich nach meinen Überlegungen jedoch für sehr bedenklich halten muß, so ergeben meine, wie ich glaube, genaueren Versuche mit *Rhoeo*, entgegengesetzt den Befunden Lepeschkins, eine Permeabilitätszunahme bei Verdunkelung. Die Einzelheiten der zur Bestimmung dieser Permeabilitätsänderungen angewandten Methode werden von Lepeschkin allerdings nicht so vollständig mitgeteilt, daß ich seine Versuche in ganz gleicher Weise hätte wiederholen können. Sieht man wegen der Verschiedenheiten der Methodik von einer Vergleichung dieser sich widersprechenden Ergebnisse ab, so muß man zum mindesten feststellen, daß ganz allgemein — im Gegensatz zu Lepeschkin — eine Permeabilitätserhöhung bei Belichtung nicht eintritt.

4. Die Versuche mit *Buxus*-Blättern konnten nur während der Wintermonate durchgeführt werden, da von Mitte März bis etwa Oktober in KNO_3- oder NaCl-Lösungen die Plasmolyse sehr unregelmäßig eintritt und die Chloroplasten wesentliche Schädigungen zeigen. Die Empfindlichkeit der Blätter geht mit dem Stärkegehalt der Mesophyllzellen parallel. Obwohl Tröndle ein derartiges Verhalten der *Buxus*-Blätter nicht erwähnt, hat doch auch er seine Hauptversuche im Winter ausgeführt. Es erscheint daher sehr fraglich, wie weit man von derartigen Ergebnissen auf das Verhalten der Blätter im Sommer ohne weiteres schließen kann.

5. Sieht man auch hier von den Fehlermöglichkeiten ab, was jedoch offenbar nicht statthaft ist, so zeigt eine Vergleichung meiner mittels einer verfeinerten Methodik erzielten Ergebnisse mit den unter sonst annähernd denselben Bedingungen von Tröndle erhaltenen, daß unsere Resultate völlig voneinander abweichen.

6. Auf Grund dieser Erfahrungen müssen wir feststellen, daß der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität von Blattzellen für Salze (KNO_3 bezw. NaCl) bisher noch nicht mit der nötigen Sicherheit nachgewiesen worden ist. Auch scheint mir überhaupt die plasmolytische Methode zur exakten Bestimmung von solchen Permeabilitätsänderungen nicht besonders geeignet.

Vorliegende Arbeit wurde angefertigt im Botanischen Institut der Universität Bonn unter Leitung von Herrn Prof. Dr. Fitting, dem ich für sein stetes Interesse und den jederzeit gerne erteilten Rat auch an dieser Stelle herzlichst danken möchte. Auch dem ersten Assistenten, Herrn Dr. Bode, bin ich für viele Anregungen und manche Hilfe zu Dank verpflichtet.

Literatur.

1912. Auerbach, F., Maß und Messen. Handw. d. Naturw., VI. Bd., 745, Jena 1912.

1918. Blackman, V. H. and Paine, S. G., Studies in the permeability of the pulvinus of *Mimosa pudica*. Ann. of Bot., **32**, 1918, 69.

1922. Brauner, L., Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion. Zeitschr. f. Bot., **14**, 1922, 497.

1924. — —, Permeabilität und Phototropismus. Ebenda, **16**, 1924, 113.

1917. Brooks, S. C., Methods of studying permeability of protoplasm to salts. Bot. Gaz., **64**, 1917, 230.

1927. Dillewijn, C. van, Die Lichtwachstumsreaktionen von *Avena*. Diss. Utrecht 1927.

1915. Fitting, H., Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot., **56**, 1915, 1.

1917. — —, Untersuchungen über isotonische Koeffizienten und ihren Nutzen für Permeabilitätsbestimmungen. Jahrb. f. wiss. Bot., **57**, 1917, 553.

1920. — —, Untersuchungen über die Aufnahme und über anomale isotonische Koeffizienten von Glyzerin und Harnstoff. Jahrb. f. wiss. Bot., **59**, 1920, 1.

1925. — —, Untersuchungen über die Auslösung von Protoplasmaströmung. Jahrb. f. wiss. Bot., **64**, 1925, 281.

1923. Hoagland, D. R. and Davis, Further experiments on the absorption of ions by plants, including observations on the effect of light. Journ. Gen. Phys., **6**, 1923, 47.

1926. Hoagland, Hibbard, Davis, The influence of light, temperature and other conditions on the ability of Nitella cells to concentrate halogens in the cell-sap. Journ. Gen. Phys., **10**, 1926.

1927. Hoffmann, C., Über die Durchlässigkeit kernloser Zellen. Planta, **4**, 1927, 584.

1926. Huber, Br., Ökologische Probleme der Baumkrone. Planta, **2**, 1926, 476.

1923. Iljin, W. S., Die Permeabilität des Plasmas für Salze und die Anatonose. Stud. plant. physiol. Lab. Prag, **1**, 1923, 97.

1924. — —, The influence of salts on the alternation of cell-sap in plants. Stud. plant. physiol. Lab. Prag, **2**, 1924, 5.

1909. Lepeschkin, W., Zur Kenntnis des Mechanismus der photonastischen Variationsbewegungen und der Einwirkung des Beleuchtungswechsels auf die Plasmamembran. Beih. z. Bot. Centralbl., **24**, I, 1909, 308.

1923. — —, Permeabilitätsänderung des Protoplasmas nach der Methode der isotonischen Koeffizienten. Biochem. Ztschr., **142**, 1923, 291.

1912. Ruhland, W., Untersuchungen über den Kohlenhydratstoffwechsel von *Beta vulgaris* (Zuckerrübe). Jahrb. f. wiss. Bot., **50**, 1912, 200.

1904. Solereder, H., Über Frostblasen und Frostflecken an Blättern. Bakt. Centralbl., 2. Abt., **12**, 1904, 253.

1924. Stiles, W., Permeability. Wheldon and Wesley Ltd. London 1924 (mit reichlichen Literaturangaben).

1909. Tröndle, A., Permeabilitätsänderung und osmotischer Druck in den assimilierenden Zellen des Laubblattes. (Vorl. Mitt.) Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **27**, 1909, 71.

1910. — —, Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot., **48**, 1910, 171.

1916. — —, Über die diosmotischen Eigenschaften der Pflanzenzelle. Vierteljahrsschrift d. Naturf. Ges., Zürich **61**, 1916, 465.

1918. — —, Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut und die Methode der Permeabilitätskoeffizienten. Ebenda, **63**, 1918, 187.

1926. Weber, F., Permeabilität der Pflanzenzelle und künstlicher Membranen (Permeabilitätstheorien). (Literaturreferat 1922—1926.) Protoplasma, **1**, 1926.

Lebenslauf

Ich, Herbert Zycha, bin geboren am 23. Dezember 1903 zu Kgl. Weinberge (Prag) als Sohn des Univ.-Prof. Dr. Adolf Zycha und dessen Frau Hermine, geb. Weinbrenner, bin katholischer Konfession und preußischer Staatsangehöriger. Bis Herbst 1919 besuchte ich die Übungsschule der deutschen Lehrerbildungsanstalt und das deutsche Staatsgymnasium zu Prag III., sodann das Landgraf-Ludwigs-Gymnasium zu Gießen, das ich Ostern 1922 mit dem Zeugnis der Reife verließ, um mich dem Studium der Naturwissenschaften zu widmen. Von Sommersemester 1922 bis Sommersemester 1923 studierte ich in Gießen, von Wintersemester 1923/24 bis Wintersemester 1927/28 in Bonn. Seit Sommersemester 1924 bin ich Hilfsassistent am Botanischen Institut der Universität Bonn bei Herrn Prof. Dr. Fitting.

Bonn, 4. Februar 1928.